COLLECTION DE MORPHOLOGIE DYNAMIQUE

DIRECTEUR : FRÉDÉRIC HOUSSAY

PROFESSEUR A LA SORBONNE

DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

V

Aliments, Chitine et Tube digestif chez les Coléoptères

PAR

Louis BOUNOURE

...régé de l'Université, Docteur ès sciences

... boursier de la fondation Commercy

Aliments, Chitine
et Tube digestif
chez les Coléoptères

COLLECTION DE MORPHOLOGIE DYNAMIQUE

Directeur : Frédéric HOUSSAY

PROFESSEUR A LA SORBONNE

DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

V

Aliments, Chitine et Tube digestif chez les Coléoptères

PAR

Louis BOUNOURE

Agrégé de l'Université, Docteur ès sciences

Ancien boursier de la fondation Commercy

PARIS

LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE, A. HERMANN ET FILS

6, rue de la Sorbonne, 6

1919



AVANT-PROPOS

Bien qu'il n'y ait point de sujet scientifique qui puisse jamais être complètement épuisé par les investigations des chercheurs, il pourra paraître téméraire d'avoir choisi un ordre d'Insectes, — et en particulier celui des Coléoptères — comme matière à des recherches neuves et originales. De tous les groupes d'animaux envisagés par la zoologie, c'est en effet un de ceux dont l'organisation est le mieux connue. L'infinie variété de leurs formes extérieures, maintenues par un squelette externe inaltérable et indéformable, a de tous temps désigné les Coléoptères à l'intérêt de ceux que leurs goûts scientifiques portent à comparer les formes et à classer les espèces : il n'est pas un autre ordre, chez les Insectes même, où les descriptions de morphologie externe aient été poussées aussi loin et avec un tel luxe de détails. De bonne heure les anatomistes ont fait connaître, de façon presque définitive, la morphologie interne de ces animaux : ainsi, en ce qui concerne le tube digestif, aux descriptions de Dufour, rien d'essentiel n'a été ajouté par les chercheurs venus après lui. A leur tour les histologistes, désireux d'apprendre le sort des tissus pendant la métamorphose, ont éclairé par leurs travaux, de façon très minutieuse, la structure fine des organes chez la larve et chez l'adulte. Et enfin, les recherches physiologiques de Jousset de Bellesme, de Plateau et de beaucoup d'autres ont apporté, en ce qui concerne ces animaux, une très importante contribution à nos connaissances, encore bien peu avancées, sur la physiologie des Invertébrés.

Si l'on ajoute que les Coléoptères ne présentent pas d'adaptations très spéciales, entraînant des modifications très accusées dans la forme, comme on en voit, par exemple, chez les Crustacés et que la parfaite homogénéité du groupe ne permet guère,

d'une espèce à l'autre, que des répétitions un peu fastidieuses dans les descriptions, on pensera que l'entreprise de recherches nouvelles sur cet ordre d'Insectes ne peut se justifier que par l'adoption d'un point de vue lui-même nouveau. Exposer ce point de vue revient à définir l'esprit et le sujet du présent travail, ses méthodes et son plan.

« L'idée de vie, dit Aug. Comte, suppose constamment la corrélation nécessaire de deux éléments indispensables : un organisme approprié et un milieu convenable. C'est de l'action réciproque de ces deux éléments que résultent inévitablement tous les phénomènes vitaux » (1).

Il semble donc que l'étude des êtres vivants, de leurs formes, de leurs propriétés, ne puisse être faite qu'en fonction de ces deux facteurs, qu'avec la préoccupation simultanée des conditions intrinsèques et des conditions extrinsèques. Mais, par suite des difficultés qu'on éprouve à saisir à la fois toutes ces conditions et en vertu de la tendance naturelle de notre esprit qui nous porte à abstraire l'objet de notre étude de la complexité des phénomènes, les zoologistes, tout d'abord, ont surtout considéré les vivants comme isolés du milieu extérieur ; ils ont étudié leurs formes et leurs fonctions en elles-mêmes, comme des « données indispensables ». Par là ils se condamnaient à n'apercevoir jamais les causes des phénomènes vitaux, ou, quand ils venaient enfin à se préoccuper de causes, ils étaient réduits à l'interprétation par les causes finales, qui, en rattachant un phénomène à son conséquent comme raison d'être, renverse l'ordre logique de la causalité et contient implicitement un acte de foi plutôt qu'une explication scientifique.

On sait que c'est Lamarck, véritable créateur du transformisme, qui, en introduisant la considération des influences éthologiques et des circonstances de milieu dans l'étude des formes animales, ouvrit pour les biologistes ennemis de la force vitale et autres forces supra-sensibles la large et magnifique voie du déterminisme physico-chimique.

L'école lamarckienne n'a eu qu'à dégager et à mettre en œuvre la méthode contenue en germe dans la *Philosophie zoolo-*

(1) Aug. Comte, *Cours de philosophie positive*, 3e édit., Paris, Baillière, 1869. Tome III, p. 209.

gique : s'efforcer de rattacher les phénomènes vitaux aux conditions du milieu dont ils sont eux-mêmes partie intégrante, tenter de reconnaître et de prouver le dynamisme qui relie les fonctions et les caractères des êtres aux circonstances environnantes; bref, ne jamais considérer la vie comme un domaine isolé, ayant ses lois propres — *imperium in imperio* —, mais comme une partie du Cosmos, soumise au déterminisme universel — *partem in toto*.

C'est animée de cet esprit, sous l'inspiration et la direction magistrales de Houssay, que toute une école néo-lamarckienne apporte, dans l'étude des formes animales, le souci constant des conditions dynamiques.

Dans de telles recherches, il ne s'agit plus, comme on disait autrefois, de « limiter son sujet » (1); il s'agit au contraire de l'élargir le plus possible, de considérer, en même temps que l'être vivant, les multiples influences de son milieu et, partant du fonctionnement vital, de rechercher la liaison qui existe entre ce fonctionnement et l'organisation de l'animal, pour arriver en définitive à la solution de ce problème : le déterminisme de telle ou telle particularité de la forme, dans le type animal auquel on s'est attaché. Problème souvent ardu et complexe, où, rejetant définitivement les considérations d'utilité et les causes finales, repoussant toute explication mystique qui appellerait à son aide des « déterminants » préétablis, on cherche à replacer les formes et les phénomènes de la vie sous le « jour brutal » de leurs causes efficientes.

C'est une telle tendance dynamique, c'est un tel esprit lamarckien qui anime les recherches rassemblées dans ce mémoire et, en dépit de leur diversité, leur crée un lien, leur donne une unité.

(1) Le souci de « limiter d'abord son sujet », de ne vouloir s'attacher qu'à l'étude d'un côté défini et restreint de ce sujet, est l'exact contre-pied de cette judicieuse recommandation de méthode, donnée par Lamarck, dans son *Discours d'ouverture de l'an X* : « Il me paraît, dit Lamarck, que lorsqu'on se propose de se livrer à une étude quelconque et surtout à celle de quelque partie de l'Histoire naturelle, on doit d'abord considérer dans son entier ou dans son ensemble l'objet que l'on cherche à connaître; on doit ensuite s'efforcer de découvrir les différents genres d'intérêt qu'il présente, et avant tout s'attacher à ceux qui sont les plus généraux et les plus importants. L'on s'abaisse ensuite graduellement jusque dans les moindres détails de cet objet, si son goût et le temps que l'on peut donner à cette étude permettent de descendre jusque-là ».

Deux ordres de phénomènes opposés concourent au déterminisme des formes animales : les uns, liés à l'assimilation, sont proprement constructeurs, *anagénétiques* ; ils consistent en l'élaboration de substance plastique et aboutissent, dans leur résultat le plus général, à la croissance ; les autres, au contraire, de nature *catagénétique*, c'est-à-dire liés à la désassimilation, à l'excrétion, ont pour effet la désintégration de la substance vivante, la production de déchets, qui, quelquefois, sont normalement éliminés, mais qui très souvent aussi sont immobilisés sous forme inerte dans l'organisme lui-même et deviennent un facteur plus ou moins important de la forme.

On a déjà plusieurs fois noté que ces deux ordres de phénomènes ne se prêtaient pas avec une égale facilité à l'analyse physico-chimique : les premiers y sont encore, dans bien des cas, réfractaires et, avant de pouvoir tenter leur étude, la morphologie dynamique, à ses débuts, s'applique d'abord à scruter ceux des phénomènes catagénétiques qui ont une répercussion sur la forme, pour tâcher d'expliquer celle-ci par ceux-là dans la mesure qui convient.

Or, dans cette direction de recherches, il m'a paru qu'un trait essentiel et capital dominait toute l'histoire physiologique et morphologique des Coléoptères : c'est la production de la chitine, cette sécrétion exodermique qui caractérise les Arthropodes. Ici, mieux que chez tous les autres Insectes, la sécrétion chitineuse prend un rôle considérable : elle forme à tout le corps une carapace presque rigide, elle envahit la paire d'ailes antérieures, les transforme en élytres et ces élytres constituent pour le thorax et l'abdomen un étui dorsal plus ou moins épais qui, alourdissant le corps, rend souvent inutiles les ailes postérieures et amène leur complète atrophie ; le prothorax et la tête portent aussi un fort revêtement de chitine et se munissent, surtout chez les mâles, de cornes, d'épines, d'excroissances, que l'on a interprétées comme organes de défense ou d'ornementation. Il n'est pas jusqu'aux appendices qui ne deviennent parfois de forts organes chitineux (mandibules, etc.), ou qui ne portent aussi des épines, des crochets et des poils, toujours formés de cette substance et dont la fixité spécifique rend de grands services pour la classification de ces animaux.

Ainsi, même à un examen superficiel, les Coléoptères parais-

sent bien se caractériser, parmi les autres Insectes, par une surproduction de chitine. Il n'échappera à personne que cette surproduction d'une substance que l'organisme n'élimine pas, mais qui devient au contraire partie intégrante de cet organisme, doit jouer un rôle très important, sinon le premier rôle, dans le déterminisme de la forme chez ces animaux. Par elle, en effet, il se produit un véritable encroûtement du corps, qui non seulement conditionne la forme générale, mais encore exerce une répercussion directe ou indirecte sur chacun des appareils qu'étudie le morphologiste.

Dès lors, il s'agissait, ayant mesuré l'importance de la production de la chitine chez les divers Coléoptères, de rechercher l'origine et la cause de cette sécrétion envisagée comme une réaction physiologique aux influences extérieures du genre de vie et du régime alimentaire. Ensuite il fallait tenir compte du rôle de ce facteur médiat, le dépôt de la chitine, agissant à côté des facteurs directs, les influences extérieures, dans le déterminisme de l'organisation morphologique.

Tel est l'esprit dans lequel ont été entreprises les présentes recherches de morphologie et de physiologie comparées sur le tube digestif. Ne pouvant embrasser dans cette étude dynamique toute l'organisation des Coléoptères, je me suis attaché au tube intestinal parce qu'il est le plus directement soumis au régime et, en tant que surface intérieure, à l'encroûtement chitineux. J'ai voulu établir comment cet organe réagit au régime alimentaire par sa forme, sa longueur, sa plus ou moins grande différenciation, sa structure et ses fonctions sécrétrices. Il est clair que des investigations analogues, procédant du même esprit dynamique, pourront être ensuite dirigées sur les appareils de relation et de reproduction : par elles, je compte, plus tard, compléter le présent travail.

« La morphologie dynamique, écrit Houssay, ne peut exister sans la méthode expérimentale » (1). C'est bien en effet la méthode expérimentale que j'ai mise en œuvre dans mes recherches. Mais qui dit méthode expérimentale n'implique pas forcément l'inter-

(1) Houssay, *La morphologie dynamique* (Collection de Morphologie dynamique, Paris, Hermann, 1910), p. 9.

vention active du chercheur dans les conditions des phénomènes qu'il étudie : on peut faire usage de la méthode en question sans faire d'expériences proprement dites, en se livrant simplement à des observations bien conduites, lesquelles permettent ensuite d'établir un rapport causal entre les séries de phénomènes que l'on a relevées.

Voulant montrer en quoi consiste essentiellement la méthode expérimentale, HOUSSAY, dans *La Forme et la Vie* (1), a pris comme exemple les recherches bien connues de SCHMANKEWITCH sur les *Artemia* et les *Branchipus* : SCHMANKEWITCH (2), frappé des variations de formes qu'il a notées chez ces Crustacés, est conduit à incriminer le degré de salure de l'eau où ils vivent, comme cause de leurs variations : il institue alors une *expérience*, où, faisant varier la teneur en sel du milieu, il constate effectivement que les larves d'*Artemia salina*, dans une eau de plus en plus salée, finissent par se transformer en *Artemia Mülhausenii*, et qu'inversement dans une solution de plus en plus diluée, elles revêtent peu à peu les formes du *Branchipus*. Mais, outre cette expérience, il vérifie encore son hypothèse par des *observations* : les lagunes salées des environs d'Odessa présentent de grandes différences dans le degré de densité de l'eau et SCHMANKEWITCH peut y recueillir une grande variété de formes donnant tous les passages d'un type à un autre. Dans ce dernier cas, comme dans le premier, il fait usage de la méthode expérimentale, il établit une comparaison entre deux séries de phénomènes, d'une part les degrés de densité de l'eau, d'autre part les formes variées réalisées chez les *Artemia* et les *Branchipus*. Et on pourrait dire que dans les deux cas il s'agit également d'une expérience : seulement dans l'un l'expérience est instituée par la nature au lieu de l'être par l'expérimentateur (3).

(1) HOUSSAY, *La Forme et la Vie. Essai de la méthode mécanique en zoologie*. Paris, Schleicher, 1900.

(2) SCHMANKEWITCH, W. J., Ueber das Verhältniss der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Mülhausenii Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV, 1875, p 103-116).

(3) GIARD a également insisté plusieurs fois sur la véritable manière de comprendre l'expérience, notamment dans l'article suivant : Les tendances actuelles de la Morphologie et ses rapports avec les autres sciences (*Bull. scient. Fr. et Belg.*, t. XXXIX, 1905, p. 455. Réimprimé dans : Giard, *Œuvres diverses*, t. I, Paris, 1911, p. 151-180).

Tout être vivant, placé dans des conditions déterminées de milieu et de nourriture, soumis à telles influences extérieures et recevant telles ou telles excitations, peut être considéré comme une expérience instituée par la nature. C'est à l'observateur de discerner et de dégager, parmi les multiples conditions naturelles qui agissent sur les êtres vivants, les causes réellement déterminantes du phénomène qu'il étudie. La méthode biométrique devient l'aide indispensable de l'observation, quand celle-ci vise à établir des relations causales.

C'est la technique que j'ai constamment employée dans l'étude des Coléoptères. Les différents types de cet ordre d'Insectes offrent une série d'adaptations à différents genres de vie et de nourriture, avec lesquels j'ai tâché de mettre en rapport les traits variables de l'organisation : cela ne pouvait se faire que par l'établissement de rapports minutieux, que permettait seule la méthode des mensurations organiques. Qu'il s'agisse d'établir la proportion spécifique de chitine, de déterminer les longueurs des régions intestinales, d'étudier l'activité des sécrétions diastasiques, etc., c'est toujours, comme on le verra, par des mesures précises, aussi nombreuses que possible, que j'ai procédé. Un perfectionnement pratique de la méthode consiste à traduire par des courbes et des graphiques les résultats proclamés par les chiffres : j'y ai recours toutes les fois que par ce procédé je peux mettre les faits en lumière plus vive et plus claire.

Appliquée aux Coléoptères à l'état parfait, la méthode biométrique échappe aux critiques que lui adressent quelquefois ses adversaires. Ceux-ci, par exemple, contestent la valeur des résultats qu'elle fournit quand elle synthétise, comme homogènes, des évaluations portant sur des espèces animales très éloignées les unes des autres, très dissemblables comme organisation et pour lesquelles, assure-t-on, il ne saurait y avoir de commune mesure. On lui reproche aussi, souvent, de ne pas toujours tenir compte de l'âge des individus qu'elle compare, et de négliger ainsi l'influence importante de l'activité sexuelle. L'usage de la biométrique, dans les conditions où je l'ai mise en œuvre à propos des Coléoptères, est parfaitement légitime : ici, en effet, nous avons affaire à un groupe animal remarquablement homogène, qui plus que tout autre (en mettant à part les Oiseaux, peut-être) présente, en dépit de ses variations adaptatives, une grande uniformité

générale d'organisation, évidemment liée à une non moins grande conformité dans le fond vital. D'autre part, l'existence de métamorphoses complètes permet de saisir tous les individus que l'on étudie à une même phase de leur vie, les métamorphoses marquant des stades bien tranchés dans l'évolution ontogénétique des Holométaboles. Aussi la comparaison de Coléoptères adultes, établie au moyen de mensurations organiques, échappe-t-elle, me semble-t-il, à toute critique de portée générale ou particulière.

Muni donc d'une telle méthode, j'ai tâché d'éclaircir le sujet que je m'étais proposé et que je viens de définir, par une série d'investigations de nature assez variée, les unes éthologiques, les autres morphologiques et histologiques, d'autres enfin physiologiques. Ces recherches se rangent en un certain nombre de grandes divisions dont on saisira, j'espère, l'enchaînement dans l'énumération détaillée qui va suivre :

1° Présumant que le régime alimentaire est le facteur d'importance prédominante auquel sont imputables les variations d'organisation ou de fonctionnement étudiées dans ce travail, il était naturel que je m'attachasse d'abord à définir, aussi exactement que possible, l'alimentation des Coléoptères et les divers régimes auxquels sont soumises les différentes espèces de cet ordre. C'est là l'objet de l'Indroduction : *L'alimentation et les régimes chez les Coléoptères*.

2° J'étudie immédiatement ensuite la production de la chitine, en l'envisageant comme une sécrétion influencée par la nature du régime et comme un facteur médiat, par lequel le régime conditionne et détermine d'importants caractères de forme. Cette première partie peut donc s'intituler : *La production de la chitine chez les Coléoptères*.

3° La deuxième partie est consacrée à la *Morphologie du tube digestif*, éclairée par l'étude du régime et de la sécrétion chitineuse. Les caractères de grosse anatomie, puis sa structure histologique, sont décrits de façon comparée, chez les différents types de l'ordre.

4° Enfin les fonctions diastasiques du tube digestif, mises en relation avec les conditions d'alimentation, font l'objet de la troisième partie : *Les sécrétions diastasiques, en fonction du régime, chez les Coléoptères*.

5° Un chapitre de *Conclusions générales* réunira finalement tous les résultats recueillis au cours de mes recherches, et cherchera à dégager leur intérêt particulier ou théorique.

Avant d'ouvrir l'Introduction de ce mémoire, un très agréable devoir m'impose d'exprimer ma reconnaissance à tous ceux qui, en s'intéressant à mes recherches, m'en ont permis ou facilité l'exécution.

Je prie mon maître, M. le professeur Houssay, d'accepter l'assurance de ma respectueuse gratitude et de mon entière affection. C'est lui qui m'a fourni l'inspiration de ce travail et m'y a guidé pas à pas. Il en est le véritable parrain intellectuel.

Je n'oublie pas non plus mon premier et regretté maître de zoologie, M. le professeur Poirier, de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand, à la mémoire de qui je garde le plus profond et le plus reconnaissant souvenir.

A MM. les professeurs Dastre et Bouvier qui ont bien voulu présenter en mon nom plusieurs Notes à l'Institut ; à M. Chavastelon, dont les enseignements m'ont permis d'entreprendre toute la partie chimique de ce mémoire ; à M. Calvet, auprès de qui j'ai trouvé les conditions les plus favorables à l'achèvement de mon travail ; à M. Charles Pérez, qui m'a fait bénéficier plusieurs fois de sa haute compétence pour tout ce qui touche aux Insectes, j'offre l'expression de ma très vive gratitude.

Enfin je dois encore remercier toutes les personnes qui ont pris la peine de recueillir et de m'envoyer des Insectes : M. le Dr Clément Petit, M. Chatanay, mes camarades Xavier Roques, Jean Chatanay, Robert Lévy et Paul Rolland, sans oublier mes chers parents et plus spécialement ma sœur Lucie, qui m'a aidé dans la récolte d'une très grande partie des Insectes que réclamaient mes recherches.

Ces recherches, la Faculté des Sciences de Paris a bien voulu les honorer d'une subvention de la fondation Commercy. Je suis heureux aujourd'hui de pouvoir lui faire hommage de ce travail, et je prie M. le Doyen d'agréer l'expression de ma très vive gratitude et de mon profond respect.

INTRODUCTION

L'ALIMENTATION ET LES RÉGIMES CHEZ LES COLÉOPTÈRES

Si les deux propriétés essentielles de l'espèce, à savoir la possession d'une forme caractéristique et la faculté d'évolution, sont restées fort longtemps réfractaires à toute explication physico-chimique, elles ont reçu enfin une interprétation féconde le jour où il est venu à l'idée des biologistes de rattacher la forme spécifique de l'être vivant, entre autres multiples conditions, à la nature chimique de sa substance. On sait que Le Dantec (1896) suppose même une dépendance absolue, exclusive, de la forme et de la composition chimique et que de ce principe, admis sans restriction, il fait la base de son système biologique; pour lui, la diversité des protoplasmes, à elle seule, expliquerait l'infinie variété des formes vivantes.

On pourra remarquer avec Houssay le caractère tout statique de cette notion absolue de spécificité chimique, telle que l'adopte Le Dantec ; on pourra très justement observer, avec Dastre, que la forme de l'espèce n'est pas seulement « adéquate à sa substance », mais « à toutes les conditions matérielles, physiques, chimiques, mécaniques dans lesquelles elle est placée » et que cette forme est ainsi « la condition d'équilibre matériel correspondant à une situation très complexe, à un ensemble de conditions données ». Ayant ainsi fait la part exacte de la « condition chimique » dans le déterminisme de la forme, on pourra encore se rendre compte que, par cette condition elle-même, l'être vivant n'échappe pas à un dynamisme externe, mais au contraire, en raison de ses échanges constants avec le milieu où il est placé,

reste soumis aux influences multiples qui, de l'extérieur, peuvent agir sur la nature chimique de sa substance, la modifier lentement et, par cette évolution physiologique, entraîner une évolution concomitante de la forme spécifique.

Ainsi entendue, la liaison de la forme et de la constitution chimique devient un principe heuristique très fécond. Elle inspire toutes les recherches, à tournure expérimentale, qui visent à éclairer les variations de forme et, en définitive, l'évolution des espèces, par l'influence chimique des facteurs biologiques externes : en première ligne, par celle du régime alimentaire.

Il est évident, en effet, que l'alimentation est la condition première et essentielle qui tient sous sa dépendance le métabolisme de l'animal.

D'une part l'assimilation formative du protoplasme qui se manifeste par le développement, la croissance et même la génération, d'autre part la destruction organique et l'excrétion des déchets, qui jouent un si grand rôle dans le déterminisme de la forme, ne peuvent manquer d'être influencées par la nature des matériaux sur lesquels s'exercent ces opérations purement chimiques. Or ces matériaux, c'est l'alimentation qui les fournit et on conçoit que par là le régime alimentaire, en modifiant le chimisme de l'espèce, joue un rôle prépondérant pour lui imprimer telle ou telle forme dans des conditions déterminées.

De nombreux organismes inférieurs se prêtent merveilleusement à la vérification de cette hypothèse, par leur aptitude à se transformer sous l'action de variations chimiques survenues dans leur milieu nutritif. Certaines bactéries peuvent être considérées comme de véritables *réactifs morphologiques* des changements de composition que peuvent subir leurs milieux de culture. Les études faites à ce point de vue sur certains bacilles peuvent être répétées et variées à l'infini, et depuis que Wasserzug (1888) a ouvert la voie, de nombreux auteurs s'y sont engagés, multipliant les expériences.

Beaucoup moins nombreuses ont été les tentatives pour définir l'action morphogène du régime alimentaire sur les animaux d'organisation élevée. La plupart de ceux qui ont envisagé une influence dynamique de l'alimentation n'ont guère aperçu que les modifications apportées par le régime, de façon immédiate et surtout mécanique, aux organes de la digestion. C'est ainsi que

Holmgren (1867 et 1872), Werner (1894) Brandes (1896), Weiss (1901), Yung (1904), Spiess (1904) Babak (1905), Revilliod (1908) ont étudié chez différents animaux : Sangsues, Insectes, têtards de Batraciens, Oiseaux, Mammifères, l'influence de l'alimentation sur la forme et la dimension du tube digestif.

Déjà en 1907, Schepelman admettait qu'une alimention artificiellement variée avait un retentissement sur l'organisation tout entière de l'Oie et il décrivait les résultats d'une expérience instituée par lui à ce sujet. Mais c'est surtout Houssay (1907) qui, ayant adapté des poules, oiseaux granivores, à un régime carnivore et, ayant prolongé l'expérience pendant six générations consécutives, a pu tirer de son étude les conclusions les plus importantes au point de vue de la morphologie dynamique, en montrant l'action d'un tel changement de régime sur la croissance de l'animal, ses fonctions de nutrition et de reproduction, les caractères de son organisme tout entier et jusque sur ses instincts. Il précisait ainsi la notion d'intoxication par le régime et ouvrait aux chercheurs un très large chemin qui conduira peu à peu à connaître le rôle morphogénique exact de tel ou tel mode d'alimentation.

La Riboisière (1910) et Magnan (1911), laissant les procédés de l'expérimentation pour ceux de la biométrie, ont montré déjà dans quelle importante mesure les variations organiques des Oiseaux pouvaient être rattachées à leurs différents régimes alimentaires.

Pour ma part, je me suis proposé d'étudier, en fonction de l'alimentation, chez les Insectes coléoptères, la production de la chitine, cet élément important de la forme, ainsi que les fonctions diastasiques du tube digestif et la morphologie du même organe. Il est clair que dans pareille étude il faut nécessairement se préoccuper d'abord de définir aussi exactement que possible les conditions d'alimentation propres aux différentes espèces dont il sera ultérieurement question.

Cette recherche préliminaire ne peut avoir la prétention d'être entièrement personnelle. Aussi bien n'est-il pas nécessaire qu'elle le soit : les consciencieuses observations des entomologistes ont suffisamment précisé nos connaissances sur les mœurs des insectes indigènes pour que je puisse écrire le présent chapitre, même

si je venais à perdre les notes personnelles consignées sur mes carnets de chasse. Ces notes d'ailleurs sont forcément fragmentaires et incomplètes ; au surplus je ne ferai mention de mes observations propres que lorsqu'elles pourront ajouter quelque chose, sinon comme exactitude, au moins comme précision, à ce que tous les naturalistes savent déjà sur l'alimentation des Coléoptères.

L'ordre des Coléoptères présente les adaptations alimentaires les plus variées. On peut établir parmi celles-ci une première grande division, suivant que la nourriture consiste en substances animales, ou au contraire en matières végétales. Nous envisagerons donc successivement les Coléoptères carnivores, puis les végétariens et trouverons d'ailleurs des espèces à alimentation mixte qui établissent le passage entre ces deux groupes. Il va sans dire que, dans ces groupes mêmes, des subdivisions assez importantes peuvent encore être établies.

Coléoptères carnivores. — Les Coléoptères carnivores ne réclament point en général une nourriture très spéciale et, si l'on met à part quelques types adonnés exclusivement à un genre de proie bien défini, les Cicindélides, les Carabides, les Dytiscides, les Staphylinides et les Téléphorides s'accommodent fort bien de toute chair animale, quel que soit le groupe zoologique d'où elle provienne.

On peut dire cependant que c'est surtout le groupe des Insectes qui fournit d'aliments les Coléoptères carnivores. Les Cicindèles notamment, soit qu'à l'état de larves enfoncées dans le sable elles guettent leur proie au passage, soit qu'à l'état parfait elles volent d'un trait rapide pour l'atteindre, capturent surtout de petits Insectes, petits Carabiques, Fourmis, Staphylins, Aphodius, etc. Les Elaphres, qui rappellent à bien des égards les Cicindèles, font une chasse active aux menues larves qui vivent sur les bords vaseux des étangs.

Les grands représentants de la famille des Carabides, qu'ils habitent nos jardins comme *Carabus auratus* (1), les champs

(1) On trouvera à l'appendice qui complète ce mémoire la liste de toutes les espèces dont il est question dans le texte ; dans cette liste le nom d'auteur accompagne la désignation spécifique ; comme ce nom n'a pas été répété à chaque fois dans le texte, il suffira, pour éviter toute ambiguïté, de se reporter à la liste qu'on trouvera ci-jointe.

cultivés et les vignes comme *Carabus consitus* et *Procrustes coriaceus*, ou bien encore les forêts comme *Carabus catenulatus*, *Carabus purpurascens*, etc., se nourrissent indifféremment de Vers de terre, de Mollusques (Escargots et Limaces), de larves et d'Insectes parfaits. J'ai vu fréquemment des Carabes dorés emportant des vers de terre, ou attablés à des escargots écrasés. Tous les individus de *Carabus consitus* que j'ai utilisés dans mes recherches ont été trouvés dans des pépinières de lilas ravagés par *Otiorynchus tenebricosus* ; bien que je n'aie pas observé directement le fait, il est très supposable que ce grand Carabe faisait sa nourriture des Charançons qui étaient là en extraordinaire abondance.

A propos de l'alimentation des Carabes, il faut signaler que si le régime carnivore est la règle et l'habitude chez ces Insectes, ils peuvent aussi accidentellement se nourrir de matières sucrées empruntées aux végétaux. Giard (1898) l'affirme à la suite d'une observation personnelle. Ce qui n'est qu'une possibilité pour les Carabes devient une tendance prédominante chez plusieurs Coléoptères de la même famille, en particulier les Harpales. Je parlerai plus loin de ces derniers.

Les Dytiscides montrent dans les eaux les mêmes mœurs carnassières que sur terre les Carabes. Toutes les espèces que j'ai étudiées dans cette famille se nourrissent d'autres Insectes aquatiques, larves et adultes de Crustacés, de Mollusques, et surtout de têtards de Batraciens. Ils ne dédaignent point la chair de Mammifères lorsque le hasard leur en sert : j'ai observé, dans une mare de la forêt de Fontainebleau, de nombreux *Acilius* en train de se repaître de débris de chair sur les ossements d'un Cerf qui reposaient au fond de l'eau.

Tous ces insectes carnivores, Cicindèles, Carabes, Dytiques, ne répugnent point au cannibalisme ; on peut même dire que celui-ci est d'un usage courant chez les larves de beaucoup d'entre eux, surtout lorsque ces larves se trouvent en grande abondance dans un milieu restreint qui ne leur offre pas une nourriture suffisante : au mois de mai 1910, je remarquai à la surface d'une petite mare des bois de Verrières (près de Paris), un grand nombre de dépouilles de larves de Dytiques qui flottaient à la surface de l'eau ; en les examinant de près, je reconnus que beaucoup d'entre elles étaient purement et simplement des mues chitineu-

ses rejetées récemment par les animaux, mais il y avait aussi un grand nombre de cadavres, flasques et à moitié vides, de larves qui avaient servi de proie à leurs congénères : il me fut facile de pêcher plusieurs larves vivantes et d'assister aux scènes de cannibalisme qui se produisaient inévitablement entre celles que je réunissais dans un même flacon.

La destruction réciproque entre individus de la même espèce, provenant souvent de la même ponte, n'est donc pas un fait anormal, survenant seulement chez les Insectes élevés dans la captivité des aquariums. Ce mode d'alimentation est fréquent dans la nature. FABRE l'a observé encore chez les larves d'*Ocypus olens*, parmi les Staphylinides : « Très rarement, sous la même pierre, dit cet auteur, je fais trouvaille de deux larves ; et lorsque cette chance m'arrive, l'une des deux est toujours en piteux état : l'autre la dévorait comme gibier d'usage courant », (vol. VIII, p. 266). Les adultes de la même espèce se comportent à cet égard comme leurs larves, tout en se nourrissant aussi aux dépens d'autres petits animaux et peut-être, à l'occasion, aux dépens des cadavres comme beaucoup d'espèces de Staphylinides.

Les *Telephorus* sont aussi de grands carnassiers, leurs larves détruisent abondamment vers, chenilles et autres larves ; les adultes fréquentent les plantes, mais uniquement dans le but de s'emparer des autres Insectes qui cherchent sur les fleurs leur subsistance. BREHM assure d'ailleurs que les adultes ne sont pas exclusivement carnassiers et peuvent se repaître aussi, accidentellement, de sucs végétaux.

Les Coccinelles présentent un remarquable exemple de spécialisation du régime. Sous leur forme larvaire et sous leur forme adulte, ces petits animaux font une énorme consommation de pucerons, qui constituent leur nourriture exclusive : on pourrait donc les considérer comme représentants d'un régime *aphidiphage*. Les Coccinelles affamées peuvent d'ailleurs s'accommoder d'autres aliments que leurs Pucerons habituels ; on les voit alors s'attaquer aux chenilles de *Cochylis* ou dévorer leurs propres nymphes.

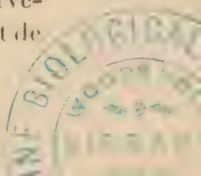
Enfin la famille des Silphides nous montre le passage de l'alimentation carnivore ordinaire au régime nécrophage. *Silpha atrata* se nourrit de chair vivante et chasse dans les bois Insectes et Mollusques ; cette espèce ne dédaigne cependant point les

cadavres qu'elle peut rencontrer. Les matières animales en putréfaction constituent l'aliment principal de *Silpha obscura*, que j'ai rencontré fréquemment sous les cadavres de petits Oiseaux et de petits Mammifères. Enfin *Silpha littoralis* se rencontre ainsi que sa larve dans les grandes charognes ; j'en ai pris de très nombreux individus, au mois de mai 1911, dans le cadavre d'un très gros chien en pleine décomposition.

Coléoptères allotrophiques. — Giard (1898) a réuni sous le nom *d'allotrophie* tous les changements de régime qui peuvent survenir au cours de la vie des individus ou de celle des espèces.

L'Hydrophile (*Hydrous piceus*) présente un remarquable exemple d'allotrophie. De l'avis de tous ceux qui se sont intéressés à ses mœurs — il faut citer surtout Miger (1809), Lyonet (1832), Rengel (1901), Haupt (1909) — la larve de l'Hydrophile a une alimentation carnivore, qui consiste principalement en Mollusques, Physes, Limnées et Planorbes. L'Insecte parfait est au contraire normalement herbivore et se nourrit de *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Elodea*, etc. Il n'est d'ailleurs pas très exclusif et, en l'absence de végétaux, peut très bien s'attaquer à des Mollusques, à des larves aquatiques ou à ses propres semblables. Aussi Wasmann (1888), et plusieurs autres auteurs, le considèrent-ils comme proprement omnivore ; il est certain qu'on peut conserver très longtemps des Hydrophiles en aquarium, en les nourrissant seulement avec de la viande ; mais comme l'a fait remarquer Rengel, cela ne veut pas dire qu'ils ne soient, dans la nature, normalement et habituellement végétariens.

Hydrophilus caraboides a même genre de vie que l'espèce précédente. L'allotrophie de ces deux Hydrophilides apporte un nouvel exemple à l'appui de cette remarque faite par Laloy (1908) « que lorsqu'il y a changement de régime chez un Insecte, l'alimentation de la larve est toujours plus azotée que celle de l'adulte » (p. 272). L'auteur interprète ce fait dans un sens tout finaliste, en lui donnant pour raison que la vie larvaire, qui est la phase de croissance dans l'existence de l'Insecte, « a besoin surtout d'aliments plastiques », tandis que l'adulte qui « n'augmente plus de taille, mais se livre en général à une vie très active », réclame surtout une alimentation énergétique. Si l'on veut faire intervenir le « besoin » de l'animal, on pourrait objecter que l'intérêt de



son espèce doit exiger, pour la formation des germes chez l'adulte, une proportion d'aliments plastiques probablement aussi importante que celle employée dans la croissance de la larve. Aussi bien, vaut-il mieux ne pas recourir à de telles explications et, considérant le régime comme un facteur lui-même déterminé par des circonstances de milieu très complexes qui l'imposent à l'animal, rattacher à son influence les particularités physiologiques et morphologiques que l'observation fait constater. Nous serons précisément amenés à nous demander quel rôle joue la nature de l'alimentation sur la croissance de la larve, la durée de sa vie et l'évolution ontogénétique de l'Insecte.

Transition du régime carnivore au régime végétarien. — Nous avons déjà constaté qu'une tendance au régime végétarien s'indiquait chez certains Carabes (*Carabus auratus*) capables de se nourrir de matières sucrées d'origine végétale. Cette tendance s'affirme chez d'autres espèces de la même famille; « on trouve chez les Carabiques, dit Giard (1898), tous les passages entre le régime carnivore exclusif qui est la règle dans la famille et le régime végétarien exclusif réalisé chez les *Zabrus* » (p. 133).

Ce passage s'effectue par les *Amara* et les *Harpalus*; les *Amara* sont des Carabides intéressants par ce fait qu'ils sont herbivores tout autant que carnassiers. Les Harpales sont probablement tous plus herbivores que carnassiers, s'il faut en croire ce que l'observation a révélé pour toutes les espèces dont on a pu constater le régime. « Le professeur Forbes, de Champaigne (Illinois), rapporte Giard (p. 132), ayant examiné le contenu intestinal de trois espèces d'*Harpalus* des Etats-Unis, trouva qu'un huitième seulement consistait en débris animaux ; le reste était formé de pollen de diverses fleurs, tissus de Graminées, Champignons, etc. ». Un grand nombre d'espèces de nos pays sont connues comme nettement herbivores : tels sont *Harpalus (Ophonus) puncticollis*, *Harpalus æneus*, *Harpalus ruficornis*, ce dernier passant même pour occasionner parfois de sérieux dommages dans les récoltes. J'ai cherché à reconnaître, par l'examen du contenu intestinal, le régime de l'espèce étudiée par moi, *H. atratus* ; la présence dans le tube digestif de débris cellulosiques assez nettement reconnaissables me permet de considérer cet Harpale comme au moins partiellement végétarien.

Coléoptères végétariens. — On peut réunir ensemble sous le nom de végétariens tous les Coléoptères qui, se nourrissant des parties tendres des plantes (régime herbivore), ou du tissu ligneux des arbres (régime xylophage), ou de substances végétales en décomposition (régime humivore), empruntent dans ces différents cas au règne végétal les matériaux de leur subsistance.

Les Coléoptères herbivores sont surtout représentés par les Mélolonthiens, les Curculionides et les Chrysomélides.

Tout le monde connaît les dommages incalculables que cause le Hanneton, soit comme larve, en dévorant toutes les racines qu'il rencontre, soit comme Insecte parfait, en détruisant le feuillage des arbres. Le Hanneton Foulon a un mode d'existence identique, avec cette particularité que c'est aux Pins qu'il s'attaque de préférence à l'état adulte.

Les Charançons sont aussi de grands ennemis des plantes sauvages ou cultivées. Des trois espèces d'*Otiorynchus* que j'ai pu étudier, l'une, *O. atroapterus*, vit aux dépens des oyats (*Ammophila arenaria*) sur les dunes de la Manche ; la seconde, *O. Ligustici*, est très préjudiciable aux cultures (les individus que j'ai étudiés ont été pris sur la vigne) ; enfin j'ai pris la troisième, *O. tenebricosus*, dans des pépinières de lilas, dont les jeunes pousses étaient entièrement détruites par ces Insectes.

Enfin les Chrysomélides se nourrissent des parties molles des plantes, notamment de feuilles. Les *Donacia* vivent sur les plantes aquatiques : j'ai pris *D. clavipes* sur *Phragmites communis* aux étangs de Chaville, près Paris. Les *Lina* (*L. Populi* et *L. Tremulæ*) m'ont été fournies par de jeunes plants de peupliers, leur hôte végétal habituel. Les *Timarcha*, qui sont dépourvus d'ailes, grimpent sur les plantes basses, en particulier sur les *Galium*, aux dépens desquels vivent aussi les larves. D'ailleurs on peut remarquer que, chez la plupart des Chrysomélides, la larve et l'adulte se nourrissent de la même plante, sans sortir en général d'une espèce ou d'un petit groupe d'espèces végétales bien déterminées.

Avec la famille des Elatérides, nous passons du régime herbivore franc au régime xylophage. Tandis, en effet, que certaines espèces, comme *Lacon murinus*, vivent sur les fleurs des prairies, la larve rongeant les racines, d'autres, comme *Elater sanguinolentus*, se trouvent dans le vieux bois, dont la larve se

nourrit selon toute vraisemblance : les troncs d'arbres abattus, très nombreux dans le sud de la forêt de Fontainebleau, m'ont fourni cette dernière espèce à tous les états de développement.

Mais les plus typiques mangeurs de bois parmi les Coléoptères sont les Lucanides. La plus grande espèce, *Lucanus cervus*, vit, au moins à l'état de larve, aux dépens des chênes, dont elle ronge le bois ; l'adulte, qui ne vit que quatre semaines environ, ne prend guère de nourriture et se contente de lécher les sucs que laissent exsuder les troncs des arbres. *Dorcus parallelipipedus* se développe dans les hêtres, les saules, etc.

Les Cérambycides ont aussi en majeure partie une alimentation lignivore. J'ai pu étudier *Cerambyx Scopolii* dont la larve vit dans le tronc des arbres fruitiers.

Par son écorce, sous forme de tan, le chêne est encore la nourriture de prédilection du Scarabée Rhinocéros, *Oryctes nasicornis*, que l'on rencontre en assez grande abondance partout où s'accumulent les déchets des tanneries.

Si les Coléoptères xylophages se mettent très nettement à part des herbivores francs, ceux qui se nourrissent de matières végétales sous forme de terreau ou de détritus constituent un groupe beaucoup moins caractérisé. On peut y placer les *Byrrhus* qui, dit Brehm, « se nourrissent exclusivement de substances végétales, de mousses, de débris desséchés » ; le fait que leurs larves vivent dans le terreau, sous la mousse et le gazon, autorise bien à les regarder comme humivores.

Les *Blaps* sont saprophrages, sans qu'on puisse certifier qu'il n'entre jamais de substances d'origine animale dans leur alimentation ; cependant, comme ils se rencontrent principalement dans les caves et les celliers, on peut supposer qu'ils s'y nourrissent surtout de matières végétales. J'ai conservé plusieurs jours, au laboratoire, des *Blaps mucronata* à qui j'avais offert des aliments d'origine variée, mais qui marquaient une grande préférence pour le pain imbibé d'eau.

Il m'est très difficile de décider où je dois placer, parmi les Végétariens, les Coléoptères du groupe des Cétoniens (*Cetonia aurata*, *Trichius fasciatus*). Ceux-ci en effet, tout en restant végétariens, présentent un exemple nouveau d'allotrophie : la larve vit dans le terreau formé de feuilles sèches, débris de bois et autres détritus végétaux en décomposition ; tandis que l'adulte

vit sur les fleurs (aubépine, rose, lys, lilas, etc.), non point pour y brouter les pétales et encore moins le feuillage, mais pour s'y repaître de nectars et de matières sucrées. FABRE a montré que l'Insecte parfait vivait deux ans et pouvait être nourri facilement en captivité avec des fruits sucrés (vol. VIII, chap. I).

Coléoptères coprophages. — Une place à part doit être faite aux Lamellicornes du groupe des Bousiers qui se nourrissent des excréments de grands Mammifères. On peut hésiter pour savoir si ce régime coprophage, par la nature des matériaux alimentaires qu'il comporte, se rapproche davantage du régime des Coléoptères végétariens, ou de celui des Coléoptères carnivores. D'une part, on pourrait croire que les Bousiers ne font que consommer des résidus végétaux ayant échappé, chez d'autres animaux, à un premier travail de digestion.

Mais les expériences classiques de L. HERMANN (1890) (1) viennent nous montrer quel rôle important les produits d'origine animale jouent dans les aliments des coprophages : une anse intestinale, artificiellement fermée sur elle-même et isolée du reste de l'intestin dans la cavité abdominale d'un Mammifère, se remplit rapidement de matières fécales, en dehors de tout résidu d'aliments. Par conséquent les produits de sécrétion et de desquamation intestinales composent une grande part, sinon la plus grande, des matières dont se nourrissent les Bousiers.

Dans les excréments des troupeaux, sur les pâturages de montagnes, ainsi d'ailleurs que dans le crottin sur les routes, on trouve en grande abondance *Ontophagus fructicornis*, *Aphodius fossor*, *A. fimetarius*, *Geotrupes (Trypocopris) vernalis*, *Geotrupes stercorarius*, *G. mutator*, *G. hypocrita*. Une autre espèce de Géotrupes (*Geotrupes sylvaticus*) se rencontre dans les bois et, tout en se nourrissant aussi de bouses et de crottins, paraît, d'après mes observations personnelles, faire une grande consommation de champignons en décomposition. J'ai vu aussi cette dernière espèce, en captivité, se livrer au cannibalisme. Plusieurs Hydrophilides se nourrissent aussi d'excréments ; c'est le cas de *Sphæridium scarabæoïdes*.

(1) Cité par M. DUVAL et GLEY. *Physiologie*. Paris, Baillière, 1906, 1re partie, p. 260.

Il importe de souligner la fixité que présentent chez les Coléoptères les régimes propres aux différentes espèces. Il est presque toujours radicalement impossible d'introduire un changement de nourriture dans les mœurs de ces Insectes. C'est tout au plus si quelques-uns d'entre eux, et seulement à l'état adulte, accepteraient d'autres aliments que leurs aliments habituels et normaux ; parmi ceux que j'ai observés, je citerai *Hydrous piceus* qui devient volontiers carnivore, certains Carabes qui s'accommoderaient assez facilement, je pense, de fruits sucrés, et peut-être aussi *Geotrupes sylvaticus* que l'on pourrait faire vivre exclusivement, soit avec des champignons décomposés, soit même peut-être avec de la viande.

Des tentatives moins brutales, où l'on essaierait par exemple d'imposer à tel Coléoptère végétarien d'autres plantes que sa plante de prédilection, présenteraient les mêmes difficultés. Ainsi les *Lina populi* et *tremulæ* se refusent absolument à prendre toute nourriture qui ne leur vient pas du peuplier ou du saule. La plupart des espèces phytophages ne peuvent vivre qu'aux dépens de végétaux appartenant, sinon à une même espèce, au moins à une même famille naturelle de la classification botanique. « Chacun a son mets, chacun a sa plante, dit Fabre, et chaque plante a ses convives attitrés. Les relations sont tellement précises que, dans bien des cas, on pourrait déterminer l'Insecte d'après le végétal qui le nourrit, ou bien le végétal d'après l'Insecte » (vol. III, p. 284).

Dans ces conditions, tout essai d'expérimentation basée sur un changement de régime se heurte à d'innombrables difficultés ; il se complique encore de la nécessité qu'il y aurait à modifier l'alimentation de l'animal, non pas seulement pendant sa vie d'adulte qui n'est le plus souvent qu'éphémère, mais dès le début de sa vie larvaire. Or les larves sont encore plus étroitement, si possible, attachées à leur régime habituel et, d'autre part, les conditions de leur vie, comme durée, comme milieu, conditions très spéciales et souvent très compliquées, rendent les Coléoptères tout à fait impropres à de telles expériences.

Nous touchons ici à une importante question de morphogénie : quand je dis qu'il faudrait agir sur le régime des larves pour obtenir des modifications chez les adultes, j'admets implicite-

ment que la morphologie de l'Insecte adulte dépend des influences externes auxquelles sa larve s'est trouvée soumise. En est-il réellement ainsi ? L'action morphogène des facteurs primaires en jeu pendant la vie larvaire se prolonge-t-elle au delà de la refonte de l'organisme, pour déterminer aussi les caractères de l'imago ? Y a-t-il en un mot continuité physiologique et morphologique entre les différents stades de l'Insecte holométabole ? Ou bien la larve représente-t-elle un stade d'adaptation temporaire à un milieu qui n'est pas celui de l'adulte, ni celui de ses ancêtres et, dans ce cas, ne faut-il pas considérer l'imago comme une sorte de nouvel individu se substituant à sa larve et échappant complètement aux influences qui ont pu agir sur cette dernière ?

Il n'entre point dans mon intention, ni dans le cadre de ce chapitre, de discuter ce grand problème, qui n'est autre que celui de l'origine et de la signification de la métamorphose, ni d'analyser tous les travaux qui s'y rapportent. Cependant, dans mes recherches qui visent à reconnaître la part du régime alimentaire comme facteur déterminant de certains caractères de l'adulte, il est d'un intérêt primordial de savoir si je dois faire entrer en ligne de compte l'alimentation de la larve à côté de celle de l'imago, avant même, peut-être, celle de l'imago. Cette question se pose pour les espèces allotrophiques et on en conçoit toute l'importance.

Les résultats eux-mêmes de mes recherches y fourniront une réponse : sous leur forme numérique, les données de mes mesures me permettront de décider, par exemple, si un Hydrophile, carnivore à l'état de larve, herbivore à l'état adulte, se classe parmi les carnivores ou parmi les herbivores, au point de vue des caractères imaginaux influencés par le régime.

Mais je voudrais indiquer tout de suite quelques faits qui montrent suffisamment qu'il y a continuité physiologique entre les différents stades de la vie de l'Insecte et que le régime alimentaire, qui a conditionné pour sa part l'état physico-chimique de la larve, conditionne également l'état physico-chimique de l'adulte en fonction du nouveau milieu et par suite exerce, dans des conditions nouvelles, une répercussion sur la forme définitive de l'Insecte.

A vrai dire, les faits qu'on peut citer à ce sujet sont assez peu

nombreux. La plupart ont été observés chez les Papillons et sont bien connus des collectionneurs. Henneguy (1904) rappelle les exemples suivants : « Des chenilles de *Eurepia caja*, nourries avec des feuilles de Noyer, de Salade, de Chou, donnent des variétés de Papillons dans lesquelles la disposition des taches brunes et des lignes blanches des ailes n'est pas la même. Les chenilles de *Ellopia prosapiaria* donnent des Papillons rouges quand elles vivent sur le Pin, verts (var. *prasinaria*) quand elles sont sur le Sapin ; celles de *Sidaria variata* vivant sur le Sapin produisent des Papillons gris et brun rouge (var. *obeliscata*), si elles se nourrissent aux dépens du Pin, etc. » (p. 509).

On doit à Pictet (1902, 1903 et 1905) une série d'expériences très intéressantes sur les variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles. Pictet a pu nourrir un certain nombre de Lépidoptères, pendant plusieurs générations successives, avec des plantes différentes de celles auxquelles les chenilles sont normalement habituées et il a constaté, chez les adultes, l'apparition de caractères nouveaux qui vont s'accentuant d'une génération à la suivante. Ainsi les chenilles d'*Ocneria dispar* qui vivent normalement sur le Chêne ou le Bouleau, produisent, si on les nourrit avec du Noyer, des papillons plus petits et dont la coloration devient de plus en plus claire : finalement les mâles, au lieu d'être bruns, sont complètement blancs, avec de rares dessins gris, les femelles sans aucun dessin. La variation ainsi obtenue au bout de deux générations est durable et même se maintient dans une troisième génération revenue à la nourriture primitive.

L'histoire de la Cochenille des *Robinia* prouve encore de la façon la plus caractéristique les variations de l'Insecte adulte sous l'influence de l'alimentation larvaire. En 1881, les entomologistes observèrent sur *Robinia pseudo-acacia* la multiplication d'un *Lecanium* inconnu jusqu'à cette date et qu'on nomme *Lecanium Robiniarum*. Ce n'était point une espèce étrangère importée d'Amérique comme le *Robinia* lui-même, car elle n'a jamais été vue en Amérique avant 1892 et elle y est apparue dans un pays où le *Robinia* n'est pas indigène. Dès lors, il fallait considérer *Lecanium Robiniarum* comme une espèce dérivée par adaptation d'une ancienne espèce européenne, probablement de *Lecanium corni*, parasite du Pêcher. C'est ce que Marchal (1908) a vérifié

expérimentalement : en nourrissant les larves de *Lecanium corni* avec du *Robinia*, il a obtenu immédiatement la forme adulte de *Lecanium Robiniarum*. L'alimentation larvaire a donc ici déterminé d'emblée les caractères qui font de l'adulte une espèce, ou au moins une variété nouvelle.

Ces quelques exemples prouvent surabondamment l'influence morphogène de l'alimentation larvaire sur la forme imaginale. Les différents stades de la vie de l'Insecte ne représentent pas des organismes successifs substitués l'un à l'autre et indépendants l'un de l'autre; il n'y a qu'un seul et même organisme dont l'évolution terminale reste solidaire de la phase de croissance initiale. Si « toute l'histoire de l'Univers est écrite sur les ailes d'une Mouche », à plus forte raison, et d'abord, les circonstances qui ont enveloppé la vie de sa larve.

PREMIÈRE PARTIE

LA PRODUCTION DE LA CHITINE CHEZ LES COLÉOPTÈRES

Chapitre Premier. — Généralités sur la chitine. Travaux des auteurs. Recherches personnelles.

Chapitre II. — Les variations du coefficient de chitine en fonction du régime alimentaire.

Chapitre III. — L'influence de la taille sur la production de la chitine, sécrétion de surface.

Chapitre IV. — Les variations sexuelles, les variations individuelles du coefficient de chitine.

Chapitre V. — La production de la chitine dans ses rapports avec l'évolution ontogénique.

Chapitre VI. — Résultats généraux et conclusions.

CHAPITRE PREMIER

GÉNÉRALITÉS SUR LA CHITINE. TRAVAUX DES AUTEURS. RECHERCHES PERSONNELLES

L'hypothèse de Houssay, considérant la plume chez les Oiseaux comme une excrétion physiologique — hypothèse vérifiée par La Riboisière — est éminemment suggestive. Elle ouvre la vue sur la nature réelle et la véritable origine de toutes les phanères des Vertébrés, sur l'exacte signification des organes de protection ou de défense, des parures sexuelles, etc. D'une portée plus générale encore, elle permet de relier entre elles, dans une seule et même explication, bien des observations éparses et des expériences isolées. Elle fait songer tout de suite aux recherches de Hopkins (1889), montrant que les pigments qui recouvrent les ailes des Piérides sont des substances dérivées de l'acide urique et par conséquent des produits d'excrétion. Elle m'a permis de me demander si la chitine elle-même, qui recouvre tout le corps des Insectes et encroûte en quelque sorte tous leurs organes d'origine ectodermique, ne pourrait pas être envisagée aussi comme une substance d'excrétion, qui, au lieu d'être rejetée dans le milieu extérieur, reste au contact même des cellules qui la produisent, pour devenir secondairement, grâce au durcissement qu'elle subit, un remarquable appareil squelettique.

Depuis qu'Odier montra, en 1823, que les « parties cornées des Insectes » étaient formées d'une substance chimique spéciale à laquelle il donna le nom de chitine, un assez grand nombre d'auteurs ont étudié cette substance. On peut remarquer que leurs travaux se rangent en deux catégories : les uns ont trait à

l'origine histologique de la chitine; les autres concernent sa nature et sa constitution chimiques.

Le problème de l'origine de la chitine se pose pour les histologistes de la façon suivante : faut-il considérer cette substance comme sécrétée à l'état liquide ou semi-liquide par les cellules épidermiques, puis figée, durcie en un revêtement solide; ou bien résulte-t-elle d'une transformation spéciale de la couche superficielle du protoplasme, d'une sorte de différenciation périphérique? En d'autres termes, est-elle le produit d'un véritable processus de sécrétion (Ausscheidungsprodukt), ou bien provient-elle d'une métamorphose chimique particulière du protoplasme (Umwandlungsprodukt)? Telle est la question sur laquelle, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, les histologistes ont apporté leur opinion personnelle, souvent sans observations nettement concluantes.

Si l'on néglige l'opinion de Lereboullet (1862), qui considéra la carapace chitineuse de l'Ecrevisse comme formée par un empilement de cellules aplaties et soudées, l'assimilant ainsi à une véritable couche cornée épidermique, et celle de Leydig (1857) qui en fit un tissu conjonctif, on peut voir, en analysant la littérature relative à cette question, que tous les premiers auteurs attribuèrent la formation de la chitine à un processus de sécrétion. Beaucoup le firent d'ailleurs, en l'absence d'observations réelles, uniquement parce que c'est là l'explication la plus simple et qui se présente tout d'abord à l'esprit. Déjà en 1845, C. Schmidt reconnut l'existence d'un épiderme cellulaire situé sous la chitine et lui donna le nom de matrice. Pour Siebold et Stannius (1846), le squelette cutané des Crustacés est sécrété probablement, couche par couche, par la mince membrane qui le double intérieurement. Haeckel (1857), étudiant les tissus de l'Ecrevisse, affirme nettement le premier que la carapace est une sécrétion durcie de la matière épithéliale : « Die einfache Epithelschicht ist nämlich die wirkliche matrix des aussen auf ihr liegenden Chitinpanzers, welcher weiter nichts als das schichtweise nach aussen abgesetzte und nach Art einer Cuticula erstarrte und indurierte Secret jener Zellen vorstellt » (p. 519). Et pour lui, cette conclusion doit être également valable pour tous les Articulés. C'est en effet celle à laquelle arrive Kölliker (1858) pour la chitine des Insectes;

celle-ci est un produit de sécrétion des cellules hypodermiques et sa structure, aussi compliquée qu'elle soit, n'est que le résultat de ce qu'il appelle : « ein sekundäre Zerfallen der ursprünglich homogenen weichen Masse ». Il ne faut citer enfin que pour mémoire la conception de Williamson (1860) qui, n'ayant pas reconnu la présence de l'épithélium chitinogène, mais ayant cru voir une membrane basale interposée entre la carapace et le derme sous-jacent, imagina que la chitine, sécrétée à l'état liquide par ce derme, traversait par exosmose la membrane basale pour se durcir extérieurement en un exosquelette.

C'est en 1880, dans son livre sur l'*Ecrevisse* qu'Huxley, le premier, émit l'idée que la matière chitineuse pouvait avoir comme origine un processus différent d'une sécrétion ordinaire. « L'exosquelette tout entier de l'Ecrevisse, dit-il (p. 144), est, en réalité, produit par les cellules situées au-dessous de lui, soit qu'elles exsudent une substance chitineuse qui se durcit ensuite, soit, ce qui est plus probable, que la zone superficielle du corps cellulaire subisse une métamorphose chimique qui la transforme en chitine ». Cette seconde hypothèse est adoptée à l'exclusion de toute autre par Vitzou, dans son mémoire sur les téguments des Crustacés décapodes (1882) : le processus de formation des couches chitineuses, dit cet auteur (p. 533) « consiste dans l'épaississement successif de la portion supérieure des cellules de l'épithélium chitinogène, qui se sépare du corps cellulaire ». Et il ajoute : « Ce processus d'ordre physique a dû être précédé d'un autre processus de nature chimique consistant dans la transformation des matières albuminoïdes en chitine ».

Pour T. Tüllberg (1882), il y aurait continuité entre la striation verticale de la carapace chitineuse du Homard et la striation de la partie supérieure des cellules chitinogènes : les fibres chitineuses verticales qui, englobées par une substance intermédiaire homogène, composent la cuticule, proviendraient directement de la transformation des parties distales des cellules. Enfin Chatin (1892), étudiant la formation de la cuticule chez les jeunes larves de Libellules, décrit les transformations cytologiques qui accompagnent la différenciation du protoplasme en strates chitinifiés.

Avec Bütschli en 1894 et 1898, la théorie de la sécrétion revient en faveur ; ayant montré que la chitine de l'Ecrevisse possède une structure alvéolaire, qu'il retrouve dans de nom-



breuses productions non cellulaires et dans des corps inorganiques, il considère la chitine comme une substance de sécrétion, coagulée, dont les striations et dessins structuraux sont dus à de pures actions mécaniques en jeu pendant la formation de la carapace.

L'étude de la reconstitution de la cuticule, après la mue, chez les larves de *Tenebrio molitor* conduit également Querton (1899) à admettre « que les cellules hypodermiques sont le siège d'une sécrétion » dont le produit, d'abord contenu dans des vacuoles des cellules, est éliminé progressivement par ces dernières au fur et à mesure que s'épaissit la cuticule ; tandis que Vignon (1901) décrit comme également possibles dans l'œsophage des mêmes larves, « une émission de chitine hors de la cellule » ou « une transformation sur place du protoplasma en chitine » (p. 527), et que Holmgren (1902) regarde les cuticules chitineuses de l'intestin des Coléoptères, des Diptères, de l'Ecrevisse, et de l'Ascaris, comme des bordures vibratiles chitinisées et engluées (« starre chitinisirte und verklebte Flimmerhaare », p. 378).

Dans son grand travail : *Geformte Sekrete* (1903), Biedermann, après avoir décrit en détail la structure fibrillaire de la chitine chez les Coléoptères et les Crustacés, rejette vivement l'idée, d'abord émise par Kölliker et surtout développée par Bütschli, qu'une telle structure puisse se développer après coup, passivement et sous l'action de forces physico-chimiques dans un produit de sécrétion, d'abord mou et homogène. Pour lui, la formation de la chitine est due à un processus vital de différenciation, qui porte soit directement sur le plasma cellulaire, soit sur une substance d'abord homogène, mais non encore inerte, produite par les cellules.

Nous trouvons encore l'opinion mixte de Plotnikoff (1904) pour qui la chitine peut être aussi bien un « Absonderungsprodukt » qu'un « Umwandlungsprodukt » du protoplasme, et celle plus exclusive de Henneguy (1904) qui pense « que les productions chitineuses, comme la cellulose des végétaux, doivent être considérées comme des produits d'excrétion » (p. 57) et nous arrivons à l'important et récent mémoire de Kapzov (1911) sur ce sujet.

Kapzov, reconnaissant dans les formations chitineuses une structure fondamentale alvéolaire, remet en honneur la théorie

de Bütschli qui attribuait cette structure aux forces mécaniques mises en jeu par le durcissement, la coagulation, d'une chitine primitivement molle et homogène. Il décrit le revêtement chitineux des Coléoptères, de *Lucanus cervus* par exemple, comme composé de deux couches principales :

1° Une « Aussenlage » (« Emailschicht » de Biedermann) qui forme environ 1/4 de l'épaisseur totale et présente une structure alvéolaire très nette ;

2° Une « Balkenlage » (« Faserschicht » de Biedermann) ou couche principale, formée de plusieurs plans superposés de grosses fibres, ou « poutrelles » (Balken) rangées parallèlement les unes à côté des autres ; dans chaque plan, les poutrelles ou fibres s'anastomosent latéralement et, d'un plan à l'autre, l'orientation générale des fibres est différente, l'angle de croisement moyen étant d'environ 45°.

En étudiant le développement de cette couche principale, chez de jeunes individus de *Cetonia aurata* fraîchement métamorphosés, Kapzov trouve que les divers plans de fibres sont sécrétés successivement par les cellules hypodermiques : la matière chitineuse apparaît d'abord dans le plasma sous forme de gouttelettes, déjà colorables par certains réactifs de la chitine ; puis elle s'accumule à la partie distale des cellules, en formant des traînées le long des limites cellulaires : c'est là l'origine des fibres chitineuses de la « Balkenlage » ; quand ces fibres ont atteint toute leur épaisseur, elles ne sont plus séparées l'une de l'autre que par un mince tractus de protoplasme, correspondant au corps cellulaire et qui, à son tour, subit la transformation en chitine.

Ainsi pour ce dernier auteur, la chitine serait surtout un produit de sécrétion et accessoirement, pour une faible part, un produit de transformation du protoplasme.

Comme conclusion à cette longue revue de l'opinion des histologistes sur la chitine envisagée comme une sécrétion, il n'est pas sans intérêt de remarquer qu'entre les botanistes la même question est depuis longtemps discutée à propos de la cellulose végétale. Hugo von Mohl voyait dans la cellulose un produit de sécrétion pure et simple et s'opposait ainsi à l'opinion de Pringsheim (1854) pour qui cette substance résultait d'une transformation du plasma périphérique ; tandis que Hofmeister continuait

à soutenir la théorie de la sécrétion sous forme liquide, l'opinion de PRINGSHEIM était défendue plus tard par divers savants, entre autres par SCHMITZ et par STRASBURGER.

Ce débat, qui vise à préciser exactement un processus cellulaire très important, a certainement son intérêt. Mais c'est un intérêt purement histologique. Que la chitine et la cellulose résultent d'une excrétion de matière liquide ultérieurement durcie, ou qu'elles proviennent d'une transformation sur place de la couche périphérique du protoplasme, elles n'en restent pas moins l'une et l'autre, au point de vue physiologique, des sécrétions, en désignant par ce mot tout produit de désassimilation dont la cellule se débarrasse, soit en le rejetant complètement dans le milieu extérieur, soit en l'immobilisant à l'intérieur d'elle-même ou à sa périphérie sous forme inerte et stable. Il faut bien séparer, à mon avis, les deux points de vue histologique et physiologique. S'il était tout à fait légitime, sur le terrain histologique, de vouloir comme LEYDIG et WALDEYER, établir une distinction entre les « cuticules » produites par sécrétion et les « membranes » produites par transformation périphérique du plasma, cette distinction dans le domaine physiologique n'a pas de raisons d'être. Aussi je ne crois point qu'on puisse, au nom d'arguments histologiques, contester au physiologiste le droit d'envisager la chitine comme une sécrétion. Il nous reste à voir quelle est la nature et la constitution chimique de cette sécrétion.

Malgré de nombreuses contributions, le problème chimique de la nature de la chitine est loin d'être définitivement résolu. C'est là chose facile à comprendre, étant données la très grande stabilité de ce composé et la difficulté qu'on éprouve à disloquer sa molécule en groupements plus simples, capables d'éclairer sa constitution.

ODIER qui la découvrit crut y voir un corps non azoté, erreur que soutint encore FRÉMY en 1855. Cependant en 1843 LASSAIGNE démontra que, par calcination avec du potassium, la chitine fournit « du cyanure potassique dont la formation permet de déduire rigoureusement la présence de l'azote parmi ses éléments constituants » (p. 1089). Cette découverte fut confirmée par PAYEN la même année et par les analyses de C. SCHMIDT (1845) qui

donna les chiffres suivants pour la chitine de *Melolontha vulgaris* :

C	H	N
46,69-46,80	6,54-6,72	6,33-6,48 o/o

Les savants qui firent les premières études sur la chitine furent surtout frappés par ses affinités chimiques avec les corps du groupe des polysaccharides, amidons et cellulose : BERTHELOT (1858), ROUGET (1859), BÜTSCHLI (1874). La constatation de ces affinités, chez une substance qu'on savait azotée, posait aux chimistes une véritable énigme jusqu'au jour où LEDDERHOSE (1876, 1878), faisant agir sur la chitine du Homard l'acide chlorhydrique concentré, à chaud, obtint, parmi les produits de sa décomposition, la *glycosamine*. Celle-ci, qui fut autrefois appelée aussi chitosamine, est un sucre aminé dextrogyre, auquel FISCHER et TIEMANN (1894) ont reconnu la constitution d'un α-amino-glucose



$$CH^2.OH — CH.OH — CH.OH — CH.OH — CH.NH^2 — C.HO$$

En même temps que la formation de glycosamine, LEDDERHOSE observa, dans la décomposition qu'il étudiait, celle d'acide acétique, déjà signalée par C. SCHMIDT et il admit que la chitine, par un simple processus d'hydrolyse sous l'action des acides concentrés, pouvait se disloquer en deux molécules de glycosamine et en trois molécules d'acide acétique.

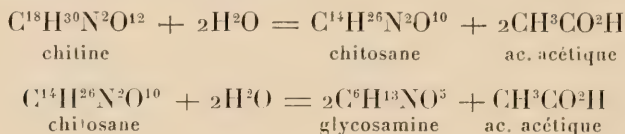
Mais SUNDWICK (1881) contesta cette conception, tandis que dix ans plus tard SCHMIEDEBERG (1891), la reprenant et la déclarant exacte, regardait la chitine comme une combinaison acétique de la glycosamine dont la décomposition se ferait suivant la formule :



$$C^{18}H^{30}N^2O^{12} + 4H^2O = 2C^6H^{13}NO^5 + 3CH^3COOH$$

C'est également l'opinion à laquelle se rangea ARAKI (1895), après sa découverte d'un produit de décomposition à poids moléculaire encore élevé, la chitosane $C^{14}H^{26}N^2O^{10}$, qui marque-

rait un premier stade dans l'hydrolyse de la chitine, comme le montrent les formules suivantes :



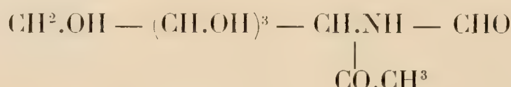
$$C^{18}H^{30}N^2O^{12} + 2H^2O = C^{14}H^{26}N^2O^{10} + 2CH^3CO^2H$$

chitine — chitosane — ac. acétique

$$C^{14}H^{26}N^2O^{10} + 2H^2O = 2C^6H^{13}NO^5 + CH^3CO^2H$$

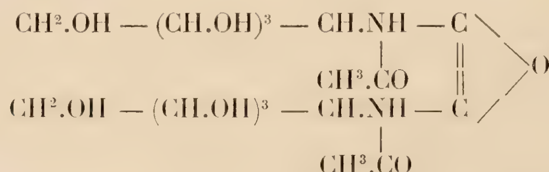
chitosane — glycosamine — ac. acétique

En 1901, la question de la constitution chimique de la chitine fit un grand pas avec le travail de S. Frænkel et A. Kelly. Ces auteurs en faisant agir de l'acide sulfurique à 70 o/o sur de la chitine pure, obtinrent une monoacétylglycosamine, tout à fait semblable à la monoacétylglycosamine de synthèse préparée par Breuer et de constitution suivante :



Ils signalèrent également parmi les produits de décomposition une monoacétyldiglycosamine. Ils en concluent que le complexe fondamental de la chitine est une acétyl-n-glycosamine, et que la chitine elle-même doit être regardée comme un polysaccharide aminé et acétylé à poids moléculaire élevé.

Von Fürth et Russo (1906) ont cherché à préciser davantage la configuration de la molécule de chitine : elle serait une monoacétylglycosamine polymérisée, c'est-à-dire qu'elle résulterait de l'union de deux molécules de glycosamine, toutes deux pourvues du radical acétyl fixé sur leur azote, et qui auraient réagi l'une sur l'autre par leur fonction aldéhydique :



Mais l'accord ne s'est point encore fait entre chimistes sur la formule exacte du complexe fondamental de la molécule de chitine. Ainsi, pour Offer (1907) ce complexe serait, non pas une monoacétylmonoglycosamine polymérisée, mais une mono-

acétyldiglycosamine : des deux molécules de glycosamine, une seule est acétylée ; elle réagit par son groupement aldéhydique sur le groupement aminé de la seconde molécule, qui posséderait la constitution d'anhydride interne depuis longtemps proposée par Tollens pour le glucose. Pour Irvine (1909) et pour Brach (1912) le groupement qui est à la base de la molécule de chitine résulterait de l'union de quatre molécules de glycosamine, dont trois seulement seraient acétylées pour Irvine, tandis que pour Brach chacune des quatre serait une monoacétylglycosamine.

L'exposé de ces recherches montre que de fructueuses tentatives ont été faites pour arriver à définir exactement, par sa configuration moléculaire, la nature chimique de la chitine. Ce qui reste acquis, c'est que le noyau fondamental de cette substance est la *glycosamine*, que ce soit une acétylmonoglycosamine, ou une acétyldiglycosamine. Or qu'est-ce que la glycosamine ? Un hydrate de C substitué, un corps relativement très pauvre en Az, présentant nettement encore les propriétés des substances hydrocarbonées.

Dès lors, nous ne pouvons plus nous étonner de voir la chitine se comporter comme un polysaccharide, à plusieurs égards, notamment vis-à-vis de l'iode. L'iode en solution dans l'iodure de potassium, ou réactif de Lugol, colore la chitine en brun rouge. Si l'on fait agir alors l'acide sulfurique ou le chlorure de zinc, ces réactifs produisent le virage au bleu ou au violet. Zander (1897) qui a étudié de très près cette réaction de l'iode y voit une raison de rapprocher la chitine du glycogène. On peut également y voir un lien de parenté avec la cellulose.

Rien n'est plus intéressant que cette parenté entre deux produits élaborés respectivement par des groupes d'êtres aussi différents que les Arthropodes et les Végétaux. Elle avait frappé les premiers observateurs, à tel point que Frémy (1855) attribuait aux deux corps la même composition chimique, que Peligot (1858) crut pouvoir affirmer la présence de la cellulose dans la peau du Ver à soie, qu'Ambronn (1890) crut l'avoir décelée chez différents Arthropodes et Mollusques, et que Berlese (1909) émet l'hypothèse « che la chitina non rappresenti altro che una cellulosa azotata » (p. 465) dont l'azote serait apporté, indépendamment des cellules sécrétantes, par le milieu ambiant, toujours

riche en produits uriques, c'est-à-dire en Az, lors de la formation de la cuticule.

Sans permettre d'aller jusque-là, les études chimiques récentes ont dévoilé et précisé les liens de parenté de la cellulose et de la chitine, en montrant que ces deux substances ne s'écartent au fond l'une de l'autre que de la différence qui sépare le glucose et la glycosamine : une différence bien faible, puisque ces deux derniers corps présentent les mêmes propriétés réductrices et une réaction identique sur la phénylhydrazine. Bien des faits nouveaux viennent chaque jour confirmer les analogies chimiques entre la chitine et la cellulose : je citerai notamment les résultats obtenus par Von Fürth et E. Scholl (1907) qui, en faisant agir sur la chitine l'acide azotique fumant, ont préparé des nitrochitines, corps détonants tout à fait analogues aux nitrocelluloses. Ce que l'on peut dire, par conséquent, si l'on veut tirer de tous ces faits une conclusion physiologique, c'est que les animaux producteurs de chitine ont en cela un mode de sécrétion très voisin chimiquement de celui des végétaux producteurs de cellulose.

Ce qui vient compléter ce rapprochement c'est la découverte de la chitine dans la membrane cellulaire de certains végétaux. En 1895, Gilson annonçait « que la substance squelettique de la membrane cellulaire des Champignons, traitée par l'acide chlorhydrique concentré et par la potasse caustique à 180°, fournissait les mêmes produits de transformation que la chitine, qu'elle était donc très probablement identique à celle-ci ». Et pour vérifier cette hypothèse, il préparait de la chitine pure, avec les tissus d'un très grand nombre de Champignons, indiquant en outre ce fait important que la chitine, chez tous ces Champignons, paraît remplacer complètement la cellulose, les deux substances ne coexistant jamais. Le fait était confirmé la même année par Winterstein et, en 1898, par un mémoire important de Van Wisselingh, qui caractérisa la chitine par une méthode microchimique dans la paroi cellulaire des Champignons et étendit à un grand nombre de représentants divers de cette classe la conclusion déjà établie par Gilson. Il est vrai que plus récemment, tandis que Scholl (1908) préparait de la chitine pure avec les tissus de *Boletus edulis*, Ilikevic (1908) a contesté la valeur de la réaction michrochimique de Van Wisselingh et affirmé

qu'il s'agissait, dans la membrane cellulaire des Champignons, d'une substance azotée, non identique à la chitine, mais voisine à la fois de la chitine et de la cellulose. Il reste acquis que, par les substances de leurs membranes, les Champignons sont au moins aussi voisins des animaux chitinisés que des plantes à cellulose.

On ne peut manquer d'être frappé, à la suite du long exposé que je viens de faire des travaux sur la chitine, de l'absence complète de toutes considérations physiologiques sur le rôle de cette sécrétion dans le métabolisme des animaux qui la produisent, sur sa signification originelle et les causes prochaines ou lointaines qui la règlent et la déterminent.

Quelques auteurs, à la vérité, ont mis en évidence l'apparition du glycogène dans les tissus et spécialement dans les téguments, au moment de la formation de la chitine. Vitzou (1882), Kirch (1886), ont noté ce fait chez l'Ecrevisse, sans penser d'ailleurs que le glycogène soit directement employé à l'élaboration de la matière chitineuse. Kirch y voit même plutôt un produit accessoire résultant de la dégradation des albuminoïdes qui aboutit à la formation de chitine. Par contre, Weinland (1906, 1907, 1909), qui a étudié le métabolisme chimique pendant la métamorphose chez *Calliphora*, est d'avis que les hydrates de carbone chez la pupe sont directement utilisés pour la formation de la chitine de l'imago. C'est un problème qui est encore loin de sa solution.

Quoi qu'il en soit, on ne trouve dans la littérature aucune indication sur les influences extérieures qui peuvent régler, en quantité tout au moins, la sécrétion de la chitine. Presque partout on se contente d'expliquer la présence et le rôle de cette dernière, en la classant parmi les substances squelettiques, les Gerüst-substanzen ; et Reichard (1902) affirme même « dass die Lebensweise des Tieres auf die Art der Gerüst-substanz gar keinen Einfluss hat » ; et il ajoute : « nehmen wir z. B. das Chitin. Wir finden es bei den Fleischfressern und Pflanzenfressern, bei wasserlebenden Tieren und bei Landbewohnern, bei Luftatmenden und bei Kiemenatmern; kurzum die Lebensweise tritt durchaus nicht in Beziehung mit der chemischen Constitution der Gerüstsubstanz » (p. 41). Il ne resterait plus dès lors qu'à considérer la chitine comme une substance de soutien et de protection donnée

par la nature prévoyante aux animaux qui n'avaient reçu en partage ni squelette osseux, ni coquille calcaire, ni test d'une autre sorte. C'est une telle explication que contiennent implicitement, au fond, les expressions si courantes : substances de soutien, formations protectrices, organes de défense.

Pour ma part, j'ai considéré la chitine sous l'aspect physiologique d'une matière de déchet résultant du métabolisme propre aux animaux chitinisés et éliminée par l'ectoderme et j'ai cherché à établir quelles sont les causes principales qui conditionnent cette sécrétion.

Pour cela, j'ai mesuré chez les Coléoptères les quantités de chitine propres à différentes espèces aussi nombreuses que possible. Quand je parle de la quantité de chitine propre à telle ou telle espèce, il s'agit d'une quantité relative, du rapport entre le poids absolu de chitine produite et le poids du corps : c'est ce que je nomme le *coefficient de chitine*. La comparaison de ces coefficients, chez de nombreux types adaptés à des modes d'alimentation différents, m'a conduit à d'importants résultats qui font l'objet du prochain chapitre sous ce titre : *Les variations du coefficient de chitine en fonction du régime alimentaire*.

Dans un chapitre spécial (chapitre III) j'étudie *l'influence de la taille des Insectes sur la production de chitine* considérée comme étant une *sécrétion de surface*.

Ayant comparé entre elles, au point de vue de leur aptitude chitinogène, les différentes espèces, j'établis la même comparaison entre les sexes, chez les Coléoptères à dimorphisme sexuel ; puis entre les individus, dans un petit nombre d'espèces convenablement choisies. Cette étude des *variations sexuelles* et des *variations individuelles* du coefficient de chitine me fournit la matière d'un nouveau chapitre (chapitre IV).

Enfin, après avoir considéré *la production de la chitine dans ses rapports avec l'évolution ontogénique* (chapitre V), je rassemble tous les résultats obtenus dans une interprétation synthétique et critique qui termine la première partie de ce mémoire.

CHAPITRE II

LES VARIATIONS DU COEFFICIENT DE CHITINE EN FONCTION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

Le physiologiste Lœb ouvre son livre sur la *Dynamique des phénomènes de la vie* en annonçant qu'il considère « les êtres vivants comme des machines chimiques, se composant essentiellement de matières colloïdales ». Or c'est une notion depuis longtemps banale en physiologie que dans de telles machines la nature et la quantité des matériaux d'entrée influent sur celles des matériaux de sortie ; autrement dit, il y a une dépendance étroite qui se manifeste à plus ou moins longue échéance, à la suite des phénomènes intimes de la nutrition dans les tissus, entre les ingesta d'un animal et ses excreta. Puisque je considère la chitine comme un excretum de l'Insecte, — et c'est là une hypothèse qui n'a rien d'illégitime, — j'étais naturellement amené à me demander quelle influence pouvait exercer sur l'importance de cet excretion telle ou telle alimentation.

Une première méthode s'offrait à moi pour entreprendre cette recherche : je pouvais avoir recours à l'expérimentation proprement dite, soumettre des Coléoptères à des variations de régime bien définies et noter les variations concomitantes de la production de chitine. Mais pour être applicable et pour donner des résultats, cette méthode exige deux conditions : d'abord que l'on ait affaire à des animaux à régime peu spécialisé, se laissant soumettre sans difficultés à des modes nouveaux d'alimentation, dont leur organisme peut s'accommoder sans trop de peine ; ensuite, il faut pouvoir poursuivre l'expérience sur un certain

nombre de générations et, par conséquent, ne l'entreprendre que sur des animaux dont le développement rapide et la reproduction précoce peuvent s'effectuer facilement dans des conditions de vie réalisables au laboratoire. Or il est à peine besoin de dire que les Coléoptères ne remplissent pas ces conditions : j'ai déjà insisté (p. 22) sur ce fait que la plupart d'entre eux ont un régime très fixe, excluant toute possibilité d'adaptation à d'autres modes de nourriture ; surtout leur développement et leurs métamorphoses exigent, pour un temps souvent très long, des conditions si spéciales qu'on ne peut songer à élever ces Insectes, larves et adultes, ni à les faire se reproduire dans la captivité d'un laboratoire.

Ne pouvant user de l'expérimentation, j'ai employé la méthode biométrique. Elle consistait ici à dresser le tableau des quantités relatives de chitine produites par le plus grand nombre possible d'espèces adaptées naturellement à divers régimes alimentaires, de manière à pouvoir constater s'il existait une relation causale entre tel ou tel régime et la plus ou moins grande quantité de chitine produite. C'est ce que j'ai fait pour 53 espèces, en suivant constamment et fidèlement la méthode que je vais maintenant exposer.

L'insolubilité de la chitine dans les alcalis, même chauds, qui est un caractère chimique très important de cette substance, fournit un moyen très simple de préparer le squelette des Insectes : il consiste à dissoudre par la potasse, à chaud, tous les tissus mous autres que les formations chitineuses, qui restent intactes à la fin de l'opération. Tel est le principe du procédé dont je me suis servi.

Préalablement les Insectes sont pesés à l'état frais, aussitôt que possible après leur capture, soit par individus isolés, soit plus fréquemment (pour avoir dans les pesées des erreurs relatives moins importantes) par petits lots à nombre d'individus variable suivant le hasard des captures. Les différents poids ainsi obtenus à 1 mg. près sont alors additionnés entre eux et la somme est divisée par le nombre total N des Insectes de même espèce ainsi étudiés : le quotient P représente le poids moyen de l'espèce considérée (1).

(1) Je dois noter ici en passant qu'on ne trouve dans les auteurs que peu d'indications sur le poids des différentes espèces de Coléoptères. Il n'y a

Une fois pesés, les Insectes sont, immédiatement ou après conservation dans un liquide formolé, mis à macérer dans une solution de potasse, au bain-marie, dans des conditions de concentration et de température que je définirai tout à l'heure ; ils y restent jusqu'à ce que les organes mous soient complètement dissous. Réduits à leurs parties chitineuses parfaitement respectées et nettoyées, les Insectes sont lavés longuement à l'eau pure, à chaud, puis séchés grossièrement entre deux feuilles de papier buvard, et enfin mis à l'étuve. Quand la dessiccation est parfaite, je pèse la chitine au 1 mg. près. Le poids total de chitine obtenu pour N' individus de la même espèce, divisé par N', donne le poids moyen de chitine de l'espèce considérée (soit p).

Le plus souvent le nombre N' d'individus qui ont servi à calculer le poids p de chitine est identique au nombre N d'individus qui ont servi à mesurer le poids moyen P de l'espèce. Mais il arrive aussi dans quelques cas que ces deux nombres sont différents ; car, pour quelques espèces, j'ai dû me servir, pour établir le poids de chitine, d'individus dont je ne connaissais pas le poids frais, les circonstances de mes chasses entomologiques ne m'ayant pas toujours permis de procéder à des pesées avant qu'il ait été nécessaire de plonger mes captures dans le liquide conservateur. Dans ce cas, le poids moyen P de l'espèce a été calculé à l'aide d'individus destinés à d'autres recherches. Mais en général, je le répète, et sauf indication contraire, le poids de l'espèce et le poids moyen de chitine ont été établis sur les mêmes individus.

Quoi qu'il en soit, connaissant pour une espèce de Coléoptères le poids moyen du corps P, et le poids de chitine moyen p, j'établis le rapport $\frac{p}{P}$; le nombre c fourni par ce rapport représente la proportion moyenne de chitine dans l'espèce. Je l'appelle *coefficient spécifique de chitine* et pratiquement je le multiplie par 1000, pour avoir à considérer, au lieu de nombres décimaux, des nombres entiers, plus faciles à lire et à comparer entre eux.

à citer, je crois, que Müllenhoff (1885) et Gadeau de Kerville (1910) qui aient fourni quelques chiffres sur ce sujet : encore les moyennes qu'ils donnent ne portent-elles la plupart du temps que sur un très petit nombre d'individus (de 2 à 5) et pour cette raison n'ont pas une aussi grande approximation que les miennes, vis-à-vis de la moyenne spécifique exacte.

Telle est la méthode que j'ai employée pour dresser la liste des coefficients de chitine propres à 53 espèces de Coléoptères. Avant de comparer entre eux ces divers coefficients, et de discuter les résultats qui ressortent de cette statistique, il convient d'examiner quelques objections qu'on pourrait adresser à mon procédé de dosage de la chitine. A propos de ce procédé, en effet, les deux questions suivantes se posent naturellement : 1° Permet-il de doser toute la chitine? 2° Son emploi conduit-il à doser exclusivement la chitine?

De même que les botanistes ont distingué plusieurs sortes de celluloses, hémicelluloses, oxycelluloses, etc., de même quelques zoologistes, adonnés à l'étude des produits de sécrétion des animaux, pensent qu'il y a lieu d'envisager, non pas une chitine, mais toute une série de chitines. KRAWKOW (1893) a constaté que, suivant l'animal qui la fournit, la chitine présente des différences assez grandes dans ses réactions avec l'iode et remarqué d'autre part que, chez un même animal, les différentes parties des formations chitineuses se comportent aussi différemment vis-à-vis du même réactif colorant; aussi conclut-il à l'existence de tout un groupe de diverses substances réunies sous le nom de chitine. ZANDER (1897) s'est élevé vivement contre cette conception et, tout en reconnaissant que les couches externes d'une cuticule d'Insectes se colorent par le chlorure de zinc iodé d'une autre façon que les couches internes, il refuse d'admettre, comme KRAWKOW, une aussi grande variabilité chimique de la chitine.

Que ce soit affaire de composition chimique ou de structure physique, qu'il faille incriminer des différences de propriétés dues à la plus ou moins grande ancienneté des strates de la cuticule, d'autant plus jeunes ou plus récents qu'ils sont plus près de l'hypoderme, il semble bien que les couches profondes ne se comportent pas vis-à-vis des réactifs comme les couches superficielles. C'est du moins l'avis de CONTE, de Lyon, pour qui la chitine interne, celle adjacente à l'hypoderme, serait dissoute par la potasse concentrée et bouillante (1). Il importe donc de

(1) Je dois ce renseignement à une communication personnelle de CONTE, qui voulut bien me faire bénéficier de sa haute compétence sur les produits de sécrétion des Insectes, et à la mémoire de qui je reste très reconnaissant.

préciser les conditions de concentration et de température dans lesquelles je me suis constamment placé pour préparer le squelette chitineux des Coléoptères.

Ces insectes étaient répartis dans des capsules contenant une solution de 25 gr. de potasse dans 500 cc. d'eau, c'est-à-dire de concentration relativement faible (5 o/o); les capsules étaient chauffées sur un bain-marie de modèle ordinaire (forme conique, à niveau d'eau constant) où l'on entretenait, au moyen d'une flamme de gaz régulière, une légère ébullition : dans ces conditions la température du contenu des capsules restait voisine de 80° C., sans jamais dépasser 85°. L'évaporation réduisait de moitié au maximum les 500 cc. primitifs de solution de potasse, de sorte que cette dernière atteignait finalement une concentration de 10 o/o, sans aller jamais au delà. A ce moment, c'est-à-dire matin et soir, le contenu des capsules était ramené à son volume primitif.

Cette macération était prolongée jusqu'à complète dissolution des tissus, ce qui exigeait environ 4 jours. Dans cette durée, la solution de potasse était renouvelée une ou plusieurs fois, suivant la grosseur des Insectes et l'importance du lot mis à macérer. Finalement, les squelettes chitineux étaient lavés, pendant un jour ou un jour et demi, à l'eau pure fréquemment renouvelée, et à la même température de 80° C. fournie par le bain-marie.

Dans de telles conditions, il est possible qu'une petite quantité de chitine, à savoir la couche jeune, peu durcie, adjacente à l'hypoderme, ait pu être attaquée et dissoute par la solution de potasse à chaud. Mais ce ne peut être, je pense, qu'une partie très faible de la chitine totale, étant donnée que la température restait toujours éloignée de celle de l'ébullition, et surtout que la concentration de la potasse ne dépassait jamais 10 o/o.

Et d'ailleurs, je n'accorde aucune importance à la valeur *absolue* du coefficient de chitine que j'ai déterminé chez les diverses espèces. Les recherches que j'ai faites sur ce sujet n'ont pas eu pour but d'établir quelle quantité absolue de chitine telle ou telle espèce produisait par rapport à son poids, résultat qui n'aurait qu'un intérêt purement statique et assez médiocre. Mais j'ai visé à une étude comparative et dynamique et tout l'intérêt de mes chiffres réside dans leur classement et leur sériation : c'est-à-dire que je me suis surtout attachée à obtenir des valeurs *relatives*

comparables entre elles. Or dans le procédé que j'ai mis en œuvre, rien ne peut fausser ces valeurs relatives, puisque toutes les espèces ont été soumises au traitement dans des conditions identiques.

Pour la même raison, je considère comme peu importante la question de savoir si j'ai dosé exclusivement la chitine. Trois sortes de substances chimiques peuvent imprégner la cuticule des Insectes : des pigments, des matières minérales, des produits uriques. L'action de la potasse telle que je l'ai utilisée détruit en grande partie les pigments et, sans être décolorée absolument, la chitine que je préparais était toujours amenée à une coloration gris sale assez uniforme, quelle que fût la teinte primitive des téguments. Les matières minérales ne jouent, à ma connaissance, qu'un rôle très restreint dans la cuticule des Insectes et ne peuvent entraîner, pour le dosage de la chitine, d'erreurs bien fortes, comme cela arriverait pour d'autres groupes tels que les Crustacés. Quant aux produits uriques, en supposant qu'ils ne soient pas éliminés par le traitement à la potasse, ils ne pourraient donner des valeurs de chitine un peu trop fortes, que pour les espèces qui, par suite d'une alimentation très azotée, éliminent beaucoup d'acide urique, c'est-à-dire surtout les espèces carnivores : or, on va voir que ces dernières espèces n'en restent pas moins caractérisées par leur infériorité relative pour la production de la chitine.

Suivant la méthode que je viens d'exposer et de critiquer, j'ai préparé et pesé le squelette chitineux d'environ 1.600 individus, répartis en 53 espèces et recueillis au cours des années 1909 à 1912 inclusivement. J'ai pu ainsi dresser la liste des coefficients de chitine propres à ces espèces, liste qu'on trouvera au tableau I annexé au mémoire en appendice.

J'ai précédemment défini le coefficient c comme satisfaisant à la relation

$$p = c\text{P}.$$

Or ce coefficient n'est pas une constante ; il doit être fonction de plusieurs variables et nous nous sommes demandé, au début de ce chapitre, si le régime alimentaire ne serait pas une des



Fig. 1. — Variations du coefficient de chitine, les espèces étant rangées dans l'ordre des poids croissants.

variables, sinon la principale, qui déterminent la valeur de ce cofficient *c*.

Pour nous éclairer sur le bien ou le mal fondé de cette hypothèse, essayons de combiner impartialement les données suffisamment nombreuses contenues à l'appendice dans le tableau I. Pour cela nous allons nous servir d'une représentation graphique, destinée à rendre plus éclatants aux yeux, et par suite plus frappants pour l'esprit, les enseignements qui se dégagent des chiffres.

Prenons deux axes rectangulaires (Fig. 1). Sur l'axe des abscisses, représentons toutes les espèces par des points équidistants et convenons de les ranger dans un ordre tel que les poids moyens spécifiques aillent en croissant. A chaque point de l'axe des abscisses, élevons une ordonnée proportionnelle au coefficient de chitine de l'espèce correspondante.

Joignons l'un à l'autre les sommets de toutes ces ordonnées : nous obtenons une ligne *cc*, brisée de façon très irrégulière et dont les oscillations, à première vue, ne paraissent traduire aucune loi.

Examinons-les cependant d'un peu plus près. Nous ne tardons pas à nous rendre compte que tous les points les plus élevés de la ligne oscillante appartiennent à des espèces végétariennes, tandis que tous ses points les plus bas (à deux exceptions près) appartiennent aux Coléoptères carnivores. C'est là une première indication importante. Voyons si la position des autres points, représentant des coefficients de chitine moins éloignés de la moyenne générale, est en concordance avec le résultat précédent.

Joignons ensemble par un trait supérieur SS tous les points les plus élevés de la ligne *cc* et d'autre part, par un trait inférieur II, tous les points les plus bas de la même ligne : entre ces deux traits se trouve comprise une large bande. Divisons-la en deux moitiés équivalentes par un trait moyen MM, situé à égale distance entre le trait supérieur SS et le trait inférieur II. Il nous est facile de constater que tous les Coléoptères carnivores ont leur coefficient de chitine compris dans la demi-bande inférieure, tandis que la plupart des espèces végétariennes ont au contraire leur coefficient de chitine situé dans la demi-bande supérieure.

Ainsi, notre procédé de représentation nous conduit à une ségrégation des espèces au point de vue de la production de la

chitine : d'une part les Coléoptères carnivores qui sont relativement peu chitinisés, d'autre part les végétariens qui ont en général les plus fortes valeurs de chitine. Par là nous apparaît nettement l'influence de l'alimentation sur la sécrétion de la chitine.

On ne peut naturellement s'attendre à ce qu'une telle séparation des deux régimes soit absolue. En fait nous voyons quelques espèces végétariennes comprises dans la bande des carnivores. Je ne veux point parler d'*Otiorynchus tenebricosus* ni d'*O. ligustici*, qui ont leurs coefficients sur la limite même, on peut dire, des deux demi-bandes et ne peuvent être considérés comme réellement exceptionnels. L'exception vraiment notable est constituée par *Byrrhus pilula*, et surtout par *Phyllopertha horticola* et *Melolontha vulgaris*. De telles exceptions sont propres à nous entr'ouvrir les yeux sur la complexité des causes qui conditionnent la sécrétion de la chitine.

Plusieurs autres espèces méritent aussi une mention spéciale. Ce sont d'abord les deux espèces allotrophiques, *Hydrophilus caraboïdes* et *Hydrous piceus*, qui sont carnivores à l'état larvaire et végétariennes à l'état d'imago. Comment se placent-elles sur le graphique de la page 47 ? Or, nous voyons que l'une, *Hydrophilus caraboïdes*, avec un cofficient relativement élevé, semble suivre les végétariens ; tandis que l'autre *Hydrous piceus*, n'a qu'un faible coefficient et reste parmi les carnivores. Il est évident qu'ici ce n'est pas le régime qui détermine la différence des coefficients de chitine ; et remarquant que ces deux espèces, qui ont un genre de vie identique, une forme et une organisation pareilles, ne diffèrent l'une de l'autre que par la taille, nous sommes conduits à nous demander si cette différence de taille ne serait point précisément le facteur qui introduirait l'écart observé entre les coefficients de chitine. C'est une question que nous aurons à traiter à fond dans le prochain chapitre.

On pourrait faire des observations analogues à propos des Bousiers que j'ai étudiés. J'ai déjà insisté (page 21) sur la difficulté qu'il y a à préciser la nature du régime coprophage. Si un tel régime comporte indiscutablement une proportion de matières végétales qui ont échappé à la digestion dans l'intestin des Mammifères, les expériences de HERMANN prouvent que les excréments renferment une grande quantité de matières de sécrétion animale. En fait, en nous reportant au graphique pré-

cédent, nous voyons certains coprophages, *Teuchester fossor*, *Geotrupes sylvaticus*, se ranger avec les végétariens et d'autres, *Geotrupes mutator*, *Geotrupes stercorarius*, se classer parmi les carnivores. Là encore on ne saurait invoquer le régime alimentaire comme facteur principal des variations observées. Nous nous demanderons, au prochain chapitre, s'il ne faut point chercher dans une raison d'une autre nature la cause de ces variations.

Eliminons donc les espèces précédentes, les Coléoptères allotrophiques, les Bousiers qui ne peuvent rien nous apprendre touchant l'influence de l'alimentation sur la production de la chitine et, ne retenant que les espèces à régime nettement végétarien ou carnivore, utilisons l'indication que nous a fournie la construction précédente, celle d'un classement naturel des espèces en deux séries caractérisées par le régime, pour construire un second schéma (fig. 2) fondé sur cette double sériation. La sépara-

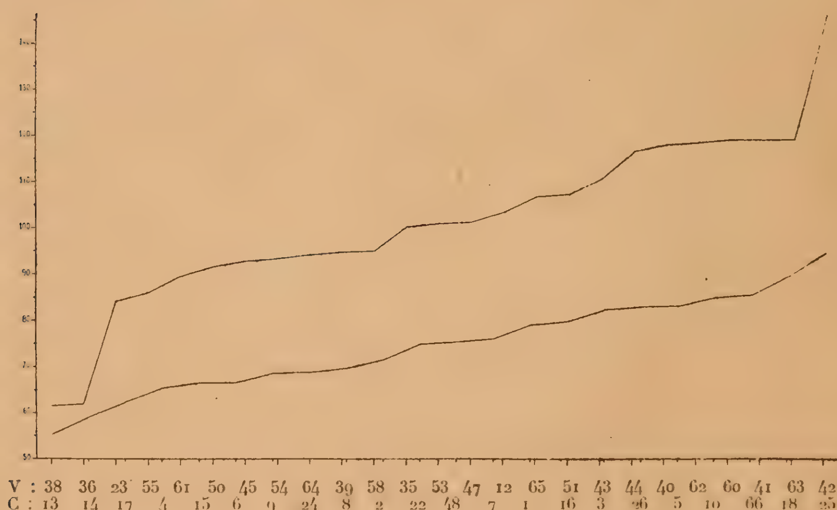


Fig. 2. — Variations du cœfficient de chitire suivant les deux régimes carnivore et végétarien.

La courbe supérieure se rapporte aux espèces végétariennes, l'inférieure aux espèces carnivores ; les numéros correspondent à ceux de la liste des espèces donnée à l'appendice.

tion des carnivores d'avec les végétariens n'est plus maintenant un procédé arbitraire, auquel on puisse reprocher d'imposer aux

faits la vérification d'une idée *a priori* : c'est un procédé légitime, puisque ce sont les faits eux-mêmes qui nous ont objectivement révélé une double sériation fondée sur le régime. Au reste, ce second schéma ne nous apprendra rien de bien nouveau, il est seulement destiné à nous faire apparaître clairement, sous une forme un peu différente, la surproduction relative de chitine par les espèces végétariennes.

Considérons d'abord l'une de nos séries, la série des carnivores, par exemple ; elle renferme 22 espèces étudiées par moi. Partageons l'axe des abscisses en 22 parties égales, et répartissons sur les points ainsi obtenus les 22 espèces dans un ordre tel que le coefficient de chitine aille en croissant ; sur l'ordonnée correspondant à chaque point des abscisses portons une longueur proportionnelle à la valeur de ce coefficient de chitine ; la ligne continue par laquelle nous réunissons tous les points ainsi obtenus sera régulièrement ascendante par construction ; sa hauteur au-dessus de l'axe des abscisses, en chaque point correspondant à une espèce, représente la valeur du coefficient de chitine propre à cette espèce.

Au graphique que nous venons d'établir pour la série des carnivores, superposons un second graphique que nous allons construire de façon identique pour la série des végétariens. Pour cela étalons cette série où j'ai étudié 25 espèces sur la même longueur d'abscisses où sont déjà réparties les espèces carnivores ; il est clair que la longueur d'intervalle séparant deux espèces végétariennes sur l'axe des abscisses sera à celle qui sépare deux espèces carnivores comme 25 est à 22. Sur chacun de ces nouveaux points de division, élevons une ordonnée proportionnelle à la valeur du coefficient de chitine ; joignons par une ligne continue toutes les extrémités de ces ordonnées ; nous constatons que cette ligne, dont la hauteur au-dessus de l'axe des abscisses représente l'importance de la production de chitine chez les végétariens, est nettement superposée dans l'ensemble à celle qui correspond aux coefficients de chitine des carnivores (1).

(1) Les courbes que nous venons d'utiliser sont construites en rangeant les objets d'après une qualité croissante : les ordonnées sont les grandeurs de la qualité ; l'abscisse d'une espèce est la somme des nombres de toutes les espèces qui présentent la qualité considérée au moindre degré qu'elle. C'est exactement la définition des courbes de mérite de Galton. Elles leur

Cette nouvelle représentation nous montre encore qu'il ne suffit pas, pour dégager une telle loi d'ensemble, de comparer entre elles deux espèces prises au hasard ; si l'on se bornait à comparer par exemple le Hanneton (n° 36) et un Carabe (n° 6), on arriverait à une conclusion exactement contraire à celle que je tire de mes recherches. Ce n'est que par l'étude de très nombreuses espèces qu'on peut prétendre à une certitude sur le déterminisme exact des éléments de forme chez les animaux.

Quoi qu'il en soit, les diverses combinaisons graphiques que nous venons de faire avec les nombres qui représentent les coefficients de chitine nous ont montré, de façon indiscutable, qu'il y a une liaison certaine chez les Coléoptères entre tel ou tel régime alimentaire et l'importance relative de la production de chitine; je pense que cette liaison est l'indice d'une relation véritable de cause à effet, et je crois pouvoir déduire de mes recherches cette loi : *La nature du régime alimentaire exerce une influence sur la quantité de chitine sécrétée par les Coléoptères; l'adaptation au régime végétarien détermine une surproduction de matière chitineuse.*

sont en effet identiques : concavité inférieure, point d'inflexion à la moyenne, concavité supérieure pour finir.

CHAPITRE III

L'INFLUENCE DE LA TAILLE SUR LA PRODUCTION DE LA CHITINE, SÉCRÉTION DE SURFACE

J'ai montré dans le chapitre précédent qu'il y avait une influence indéniable de la nature du régime sur la valeur du coefficient spécifique de chitine. Mais le régime alimentaire est-il le seul facteur qui détermine l'importance de la sécrétion chitineuse chez l'Insecte ? ou bien d'autres facteurs agissent-ils à côté de lui, pour superposer leur action à la sienne ?

Parmi ces autres facteurs, il est naturel de se demander tout de suite si la *taille* de l'animal n'intervient pas. C'est qu'en effet la chitine est produite par les surfaces sécrétantes de l'animal, et plus ces surfaces sont grandes, plus la quantité de chitine sécrétée doit être considérable. Or, on connaît la relation qui existe entre la surface d'un animal et sa taille ou, si l'on veut, son volume, relation qu'exprime la formule $S = KP^{\frac{2}{3}}$ dans laquelle P est exprimé en grammes et S en cent. carrés : lorsque le volume diminue, la surface diminue aussi, mais beaucoup moins vite et ainsi les petits animaux ont, toutes choses égales d'ailleurs, une surface relativement plus grande que les gros. La question qui se pose est alors la suivante : les petits Insectes, ayant une surface du corps relativement plus grande, ne doivent-ils pas avoir, de ce seul fait, une plus grande quantité relative de chitine ?

Le problème serait simple et facile à résoudre, si l'on pouvait mesurer la surface du corps des Insectes ; ayant déterminé l'étendue de cette surface chez les différents Coléoptères, il suffi-

rait de comparer des espèces différant par la taille, mais soumises dans une égale mesure à toutes les influences extérieures capables d'agir sur la production de la chitine (influences liées à l'alimentation, au genre de vie, etc.). On verrait tout de suite si, dans ce cas, les espèces de petite taille ont relativement plus de chitine que les grandes espèces ; puisqu'ici une telle différence ne pourrait être imputée aux influences extérieures, on se rendrait facilement compte si elle tient à la différence d'étendue des surfaces sécrétantes : pour cela il suffirait de rapporter dans chaque espèce le poids de chitine p à la surface du corps S ; ce rapport, qui représenterait la quantité de chitine par unité de surface ou, si l'on veut, l'épaisseur moyenne de chitine, serait constant.

Malheureusement on est dépourvu de tout moyen permettant d'évaluer les surfaces chitinogènes du corps des Insectes. C'est qu'il s'agit ici de surfaces extrêmement compliquées, et non seulement des surfaces tégumentaires externes, mais aussi de toutes les surfaces chitinogènes internes, celles des intestins antérieur et postérieur, du système trachéen, des invaginations génitales, etc. L'esprit n'imagine aucune méthode, ni grossière, ni précise, pouvant nous conduire à une mesure aussi prodigieusement compliquée. Il semble donc que le problème reste insoluble, faute de pouvoir déterminer l'un des termes qui entrent dans le rapport $\frac{p}{S}$.

Nous parviendrons cependant à le résoudre, non point pour l'ensemble des espèces que j'ai étudiées, mais pour certaines espèces choisies de telle sorte que nous puissions substituer à la mesure de leur surface S celle de leur poids P. Cette dernière mesure est en effet toujours possible, et avec telle précision que nous voudrons lui donner.

Choisissons donc deux ou trois espèces, chez lesquelles nous puissions considérer la surface comme proportionnelle à la puissance 2/3 du poids du corps : c'est le cas pour des espèces très voisines, ayant même forme extérieure, même organisation interne, même densité moyenne, différant uniquement par la taille. Nous pourrons alors les comparer en utilisant, non plus le rapport $\frac{p}{S}$, mais le rapport équivalent $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$. Supposons en outre que ces espèces remplissent parfaitement la condition que

j'énonçais tout à l'heure, à savoir que, vivant dans le même milieu, partageant les mêmes aliments, elles soient soumises dans une mesure identique aux facteurs externes qui peuvent chez un Insecte augmenter ou diminuer la sécrétion de la chitine. Dans ces conditions, si la quantité de chitine est réellement déterminée par l'étendue de la surface sécrétante, le poids de chitine p sera proportionnel à $P^{\frac{2}{3}}$, ce qui revient à dire que l'épaisseur de chitine sera constante. Tout revient donc ici à chercher si le rapport $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$ est constant. Ce rapport est linéaire et représente bien l'épaisseur de chitine.

Existe-t-il réellement des espèces se prêtant à une telle comparaison ? L'ordre, si riche en formes, des Coléoptères nous offre plusieurs exemples d'espèces entre lesquelles l'entomologiste à première vue n'aperçoit qu'une seule différence vraiment frappante, la différence de taille et si, à un examen plus attentif, il découvre d'autres caractères différentiels, ce ne sont que des détails tout à fait minimes, portant par exemple sur la pigmentation du corps, sur la sculpture des élytres, etc., mais n'affectant point la forme générale ni la constitution interne. En général ces espèces sœurs ont un genre de vie identique et se nourrissent des mêmes aliments. J'ai ainsi étudié plusieurs groupes de deux ou trois espèces, qui me paraissent remplir les conditions précédemment exposées.

Ce sont d'abord deux Cicindèles, *Cicindela sylvatica* et *C. campestris*, vivant l'une et l'autre dans les clairières des forêts sèches (forêt de Fontainebleau) et chassant toutes deux les mêmes petits Insectes. Leur forme est identique et c'est seulement par la couleur du labre et le dessin coloré de leurs élytres qu'elles se distinguent comme espèces.

Dans nos mares se rencontrent ensemble trois espèces de Dytiques très communs, ne différant que par des caractères de détail (pronotum plus ou moins complètement bordé de jaune, face ventrale tantôt jaunâtre, tantôt noirâtre, etc.) et menant tous la même vie de carnassiers. Deux Hydrophiliens de dimensions très différentes, *Hydrous piceus* et *Hydrophilus caraboïdes*, vivent également dans nos mares, aux dépens des mêmes proies quand ils sont à l'état larvaire, aux dépens des mêmes

végétaux quand ils ont pris leur forme adulte : ces deux espèces ne se différencient guère que par la forme du prosternum ; cependant il convient de signaler que l'*Hydrous* a une forme générale un peu plus allongée que l'*Hydrophilus*, cette différence apparaissant surtout nettement sur la moitié postérieure de l'abdomen.

Le genre *Silpha* de Linné nous présente, entre autres espèces, trois types nécrophages qui, bien que rangés parfois dans trois sous-genres différents (*Necrodes littoralis*, *Silpha obscura* et *Phosphuga atrata*), possèdent même forme générale, avec des différences assurément précieuses pour la classification (extrémité des élytres tronquée ou arrondie, tête plus ou moins allongée), mais que nous pouvons ici négliger sans crainte d'erreur grave.

J'ai cru pouvoir aussi rapprocher l'une de l'autre la femelle de *Lucanus cervus* et celle de *Dorcus parallelipipedus*. Ces deux espèces lignivores ne vivent pas toujours, comme larves, aux dépens des mêmes espèces forestières, mais on ne saurait nier qu'elles soient exactement semblables comme forme, à condition d'excepter les ♂ à cause des énormes mandibules des Lucanes.

Pareille identité de forme se retrouve chez trois espèces du genre *Geotrupes*, que la systématique différencie à l'aide des saillies transverses portées sur les tibias postérieurs, ou des stries des élytres. Ce sont *Geotrupes stercorarius*, *G. mutator*, *G. sylvaticus*. Même genre de vie et même alimentation chez ces trois Bousiers qui sont parfaitement comparables sous tous les rapports.

Enfin la famille des Chrysomélides m'a fourni deux groupes de deux espèces pouvant être regardées à bon droit comme différant l'une de l'autre uniquement par la taille. Ce sont d'abord *Melasoma populi* et *Melasoma tremulae* qui, en dépit de leurs noms spécifiques, se rencontrent indifféremment l'une et l'autre sur le peuplier et sur le tremble ; puis *Timarcha tenebricosa* et *T. coriaria* qui vivent sur les *Galium* et sont tout à fait homomorphes.

Tels sont les différents groupes d'espèces dans lesquels, en raison des conditions de très grande similitude, j'ai pu chercher à vérifier si le rapport $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$ était constant. Le tableau suivant rend compte des résultats que j'ai obtenus ; on y trouvera, dans

la colonne N, le nombre d'individus à l'aide desquels j'ai déterminé P, le poids moyen de l'espèce, et p le poids moyen de chitine, ces poids étant exprimés en centigrammes ; la dernière colonne contient les valeurs du rapport $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$:

ESPÈCES	N	P	p	$\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$
Cicindela sylvatica . .	20	14,7	1,05	0,17
— campestris . .	38	10,2	0,81	0,17
Dytiscus dimidiatus . .	60	248,3	13,67	0,34
— marginalis . .	40	196,1	11,59	0,34
— punctulatus. .	34	133,1	8,85	0,34
Hydrous piceus. . . .	27	373,3	23,68	0,46
Hydrophilus caraboïdes.	4	33,6	3,55	0,34
Necrodes littoralis. . .	15	37,2	2,56	0,23
Silpha obscura. . . .	18	19,3	1,60	0,22
Silpha atrata	30	11,1	1,05	0,21
Lucanus cervus ♀. . .	14	190,7	15,5	0,47
Dorcus parallelipipedus ♀	6	52,2	5,95	0,43
Geotrupes stercorarius .	33	92,0	6,20	0,30
— mutator. .	40	69,8	5,19	0,31
— sylvaticus. .	40	38,2	3,56	0,31
Melasoma populi . . .	50	9,32	0,88	0,20
— tremulæ . .	80	5,88	0,63	0,20
Timarcha tenebricosa .	9	51,8	4,33	0,31
— coriaria . .	27	14,8	1,67	0,28

On peut voir que l'épaisseur moyenne de chitine est très sensiblement constante dans chaque groupe. Et les résultats sont d'autant meilleurs que les valeurs de P et de p ont été détermi-

nées à l'aide d'un plus grand nombre d'individus. Le seul groupe des Hydrophiles donne un écart un peu sensible : peut-être cela tient-il à la légère différence de forme que j'ai signalée plus haut entre les deux espèces ; peut-être est-ce dû au manque de précision des valeurs de P et de p chez *Hydrophilus caraboides* dont je n'ai pu étudier que quatre individus, chiffre évidemment trop faible pour obtenir une moyenne très exacte.

J'ai délibérément laissé de côté toute comparaison entre espèces dont la similitude de forme peut prêter à discussion, ou dont le poids du corps et le poids de chitine n'avaient pu être déterminés avec une suffisante exactitude. Et je n'ai précisément placé dans mon tableau le groupe des Hydrophiles que pour montrer quel écart on s'exposait à trouver entre les espèces, dès que ne sont plus parfaitement réalisées certaines conditions indispensables pour établir le rapprochement. Il est clair que d'un tel écart on ne saurait tirer argument contre la conclusion qui ressort de la constance du rapport $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$ chez les Cicindèles, les Dytiques, les Géotrupes, etc.

En résumé, la comparaison d'espèces différant uniquement par la taille nous a permis de constater que, si l'influence de facteurs externes n'intervient point pour modifier la quantité de chitine sécrétée, l'épaisseur moyenne de chitine est constante ; autrement dit, la quantité de chitine est, chez ces espèces, proportionnelle à l'étendue de la surface sécrétante. Par conséquent la taille de l'Insecte est le facteur qui détermine, *toutes choses égales d'ailleurs*, la quantité de chitine sécrétée, les petites espèces ayant relativement plus de chitine que les grandes.

Ayant reconnu cette influence de la taille, il est logique d'admettre son rôle chez toutes les espèces, quels que soient leurs caractères morphologiques et leur genre de vie, et de reconnaître qu'indépendamment de l'influence exercée par le régime alimentaire, l'Insecte produit relativement plus de chitine s'il a plus de surface pour en sécréter, c'est-à-dire s'il est de taille plus petite. Dès lors il conviendrait d'éliminer ce facteur, l'influence de la taille, pour rechercher les autres influences agissant sur la production de chitine et notamment pour mettre en évidence l'influence du régime alimentaire ; c'est-à-dire qu'au lieu de comparer, entre les espèces les plus variées de Coléoptères, le rapport

du poids de chitine au poids du corps $\frac{p}{P}$, il serait mieux indiscutablement de comparer le rapport du poids de chitine à la surface réelle du corps $\frac{p}{S}$. On verrait alors l'épaisseur de chitine, constante pour les Insectes soumis aux mêmes facteurs biologiques, augmenter par l'action de certains de ces facteurs, auxquels on reconnaîtrait ainsi, de façon indiscutable un rôle chitinogène ; à leur influence ne viendrait point se superposer celle de la taille et rien ne pourrait la masquer.

Malheureusement, je le répète encore, toute mesure réelle des surfaces chitinogènes de l'Insecte apparaît comme impossible ; et comme il est clair que pour deux espèces *quelconques* on ne peut considérer la surface comme proportionnelle à $P^{\frac{2}{3}}$ (à cause des différences de forme, d'organisation, de densité), nous devons renoncer à éliminer l'influence de la taille dans la recherche des facteurs externes agissant sur la production de la chitine. On a vu au chapitre précédent que l'influence de l'alimentation étudiée à l'aide du rapport $\frac{p}{P}$, s'affirmait de façon très nette, bien que combinée, dans les résultats obtenus, avec le rôle joué par la taille.

Nous voici arrivés en ce point de nos investigations sur la chitine qu'après avoir reconnu le rôle d'un facteur extrinsèque, le régime alimentaire, nous avons été conduits à admettre, comme se superposant au précédent, l'influence de la taille, facteur intrinsèque ?

Que faut-il entendre par ce mot de facteur intrinsèque ? Veut-il exprimer que la taille est un caractère préétabli de l'espèce, une propriété de l'être ne tenant qu'à l'être lui-même et échappant à tout déterminisme extérieur ?

Assurément non. La taille est le résultat de la croissance, limitée par une force cosmique, la pesanteur, et par les phénomènes physiologiques d'intoxication et surtout d'auto-intoxication. Elle représente en quelque sorte un état d'équilibre entre plusieurs forces antagonistes : je voudrais montrer, dans une rapide discussion du problème de la taille, que toutes ces forces sont liées à des causes externes qui déterminent leur action et leur intensité.

La force positive, à savoir la tendance à croître qui résulte de l'assimilation et qui, pas plus que celle-ci, n'est un phénomène proprement vital, est soumise à toutes les influences extérieures qui accélèrent ou ralentissent la nutrition. Il y a déja longtemps que SEMPER (1874), que YUNG (1878-1883) ont signalé le rôle que jouent à cet égard la quantité et la nature des aliments, la plus ou moins grande quantité de chaleur, l'intensité et la qualité des radiations lumineuses, etc.

Si toutes ces influences extérieures déterminent la vitesse avec laquelle se fait l'accroissement de substance, sa limitation est due, comme je l'ai dit, d'une part à la pesanteur, qui « impose à chaque type animal un poids maximum » (CHUDEAU, 1899), et d'autre part à l'intoxication qui est, comme l'assimilation et au même titre qu'elle, une « condition de la vie ». HOUSSAY (1907) a bien mis en lumière l'influence qu'exerce sur l'évolution d'un organisme l'accumulation, dans le milieu intérieur et dans les tissus, des déchets et des poisons qui résultent de la vie même ; il a montré qu'il fallait attribuer à cette accumulation le point d'inflexion et la tendance terminale à l'horizontale qui s'observent dans la courbe de croissance de tous les animaux. Or c'est encore avec des influences extérieures à l'animal et subies par lui que varie le degré d'auto-intoxication : nature du régime alimentaire (expériences de HOUSSAY, 1907), abondance plus ou moins grande, dans le milieu respirable, d'oxygène favorisant la combustion des déchets, température plus ou moins voisine de celle qui est optima pour le métabolisme vital, etc.

On voit par là que la taille d'un animal (et par suite sa surface relative) ne constitue pas une propriété préétablie de l'espèce, un caractère sans lien avec les conditions extérieures, mais qu'elle rentre au contraire dans le déterminisme physico-chimique général de la vie.

Ceci posé, il nous reste à chercher l'explication du fait établi dans ce chapitre, à savoir : la surproduction relative de chitine par les petites espèces. Jusqu'ici nous avons considéré cette surproduction comme étant purement et simplement une affaire de surface : les petites espèces, ayant une surface sécrétante relativement plus étendue, produisent pour cette raison relativement plus de chitine que les grandes espèces soumises aux mêmes condi-

tions extérieures. Que la surface soit relativement plus étendue chez les petites espèces, c'est un fait certain, mais ce n'est point une raison suffisante pour expliquer leur surproduction de chitine ; car ces petites espèces pourraient, je suppose, perdre en épaisseur de chitine ce qu'elles gagnent en surface ; de telle sorte que pour des espèces semblables, subissant l'action des mêmes facteurs externes, mais différant par la taille, c'est le coefficient de chitine $\frac{p}{P}$, et non l'épaisseur de chitine $\frac{p}{S}$, qui resterait constant. On ne peut s'expliquer la constance du rapport $\frac{p}{S}$, la surproduction relative de chitine par les petites espèces, qu'en faisant appel à l'une des deux hypothèses que je vais exposer, et qui peut-être sont à retenir l'une et l'autre comme exprimant à elles deux la vérité tout entière.

La première consiste à supposer très légitimement qu'en dehors du rôle joué par le régime alimentaire, la production de la chitine reste soumise à des facteurs externes agissant sur l'animal par sa surface, de telle sorte que leur influence sur l'organisme soit proportionnelle à l'étendue de cette surface : ainsi pourraient agir, je suppose, la pression atmosphérique, le rayonnement extérieur, l'état hygrométrique de l'air, etc. Je suis tout à fait persuadé que de tels facteurs doivent avoir une répercussion réelle sur le métabolisme nutritif et, par suite, sur la production de la chitine chez l'Insecte. Dès lors il est naturel que chez deux espèces soumises dans une égale mesure aux mêmes facteurs externes, la quantité de chitine soit proportionnelle à l'étendue de la surface par laquelle s'exerce chez l'une et chez l'autre l'action de ces facteurs.

Quant à la deuxième hypothèse explicative que nous pouvons faire, nous y serons conduits par la remarque suivante : comment se fait-il, puisque la croissance dépend des facteurs physico-chimiques externes, comment se fait-il que des espèces, placées dans des conditions de vie identiques, puissent différer par la taille? Nous sommes bien obligés d'admettre que les mêmes facteurs physiologiques, exerçant une action identique sur des êtres héréditairement différents, ne produisent pas sur les uns et sur les autres les mêmes effets morphologiques : c'est qu'au moment où la matière vivante commence à subir les actions extérieures, elle intervient elle-même avec des qualités propres, avec un

« patrimoine héréditaire » et, dans les interactions des organismes et de leur milieu, telle constitution physico-chimique de la matière vivante ne peut donner les mêmes résultats que telle autre.

Dans la réaction d'équilibre entre l'assimilation et l'auto-intoxication, dont la ba'ance finalement correspond à la taille définitive de l'Insecte adulte, toutes les espèces, en raison du chimisme propre à chacune, ne se comportent point de façon identique; pour les unes sans doute le degré d'auto-intoxication qui limite l'accroissement de taille se trouve réalisé plus tôt que pour les autres et celles-là se trouvent arrêtées à une taille relativement petite, avec un développement de surface relativement grand.

Or on constate que les Insectes de petite taille produisent relativement plus de chitine, toutes choses égales d'ailleurs, que les grandes espèces. Ne pourrait-on point considérer cette surproduction de chitine d'une part et le plus grand développement relatif de la surface d'autre part comme deux effets connexes, traduisant un même phénomène, l'intoxication qui limite la croissance de l'organisme? Autrement dit, cette auto-intoxication ne pourrait-elle, en même temps qu'elle arrête l'Insecte dans sa croissance, amener un encroûtement chitineux de tout le corps, qui correspondrait justement à l'accroissement relatif de surface; de telle sorte que dans ce cas l'organisme utiliserait, pour ainsi dire, sa surface relativement plus étendue, pour sécréter le surplus de chitine qu'il a à produire. Et par là se trouverait réalisée cette constance dans l'épaisseur de la chitine que nous avons constatée entre espèces différant uniquement par la taille; elle s'expliquerait par ce fait que les deux termes du rapport $\frac{p}{S}$ varieraient toujours également et dans le même sens, puisque tous deux, le poids de chitine et la surface du corps, exprimeraient en quelque sorte le degré de l'intoxication qui a arrêté la croissance.

C'est là une hypothèse. Une hypothèse dans laquelle nous considérons la chitine comme un excretum, une matière d'encroûtement, dont la proportion traduirait le degré d'intoxication des espèces et l'âge plus ou moins avancé des individus. Nous verrons si d'autres faits nous autorisent à une telle conception.

CHAPITRE IV

LES VARIATIONS SEXUELLES, LES VARIATIONS INDIVIDUELLES DU COEFFICIENT DE CHITINE

On connaît la contribution imprévue et curieuse qu'OUDEMANS (1899) apporta au problème des caractères sexuels secondaires, quand il montra que des chenilles de Papillons châtrées, à un stade même très jeune de leur croissance, donnaient des adultes ne différant en rien des Papillons normaux des deux sexes. Ses expériences, répétées et vérifiées depuis lors par plusieurs auteurs, montraient l'indépendance, jusque-là insoupçonnée, qui existe chez les Insectes entre les glandes génitales et les caractères sexuels secondaires.

Ces derniers sont évidemment liés à deux états d'équilibre différents du chimisme de l'espèce, correspondant respectivement à l'un et à l'autre sexe. Mais d'après les expériences que je viens de rappeler, on ne peut plus admettre avec KENNEL (1896) que ce sont les glandes génitales qui, par leur développement et leur fonctionnement, introduisent dans le métabolisme nutritif les différences en rapport avec les sexes. Il semble que ces différences chimiques soient déterminées de très bonne heure, comme les sexes eux-mêmes, par des causes extérieures encore fort obscures, dont l'effet une fois produit entraîne, pour le mâle et pour la femelle, une évolution spéciale, indépendante, au moins chez les Insectes, de l'action des glandes reproductrices.

Quoi qu'il en soit, l'hypothèse d'une différence de constitution chimique entre le mâle et la femelle se traduisant morphologiquement par les caractères respectifs des deux sexes a déjà reçu

quelques vérifications. VANEY et MAIGNON (1906) ont montré que chez le Ver à soie « les femelles ont toujours beaucoup plus de glycogène que les mâles et les mâles renferment une plus grande quantité de graisse que les femelles » ; ces caractères, déjà très marqués chez les larves et qui s'accentuent chez les adultes, indiquent bien une différence de métabolisme nutritif, à laquelle il est naturel de rattacher le dimorphisme sexuel.

Il fallait s'attendre à ce que la sécrétion chitineuse, chez les Coléoptères, se trouvât sous la dépendance du chimisme propre à chaque sexe. Et en effet, sans approfondir beaucoup, on s'aperçoit bien vite que les mâles, quand il y a dimorphisme sexuel, se distinguent souvent des femelles par la présence d'organes chitineux, appendices, cornes, tubercules, etc. Tout le monde connaît des exemples de ces soi-disant organes de défense ou d'ornementation qui sont l'apanage des mâles, tels que les mandibules du Lucane, la corne de l'*Oryctes nasicornis*, les excroissances variées des Bousiers : *Copris*, *Minotaurus*, *Ontophagus*, etc. et les longues antennes déliées du Capricorne.

On pouvait donc supposer que la production de la chitine était en relation avec le sexe de l'animal. Il s'agissait dès lors de mesurer exactement comment variait avec le sexe le coefficient de chitine dans chaque espèce et, pour cela, il fallait établir séparément le coefficient en question pour les mâles d'un côté et pour les femelles de l'autre.

Malheureusement la chose était impossible pour toutes les espèces où le dimorphisme sexuel externe est nul, où l'on n'a, par conséquent, pour séparer les ♂ des ♀, aucun autre moyen que l'examen des organes génitaux internes. Il ne pouvait être question en effet de disséquer les animaux dont je me proposais de préparer le squelette chitineux, car c'eût été m'exposer à perdre dans de telles dissections d'importants fragments de ce squelette et par suite à fausser les résultats de mes mesures.

Je n'ai donc pu étudier les variations sexuelles du coefficient de chitine que chez les Coléoptères où l'existence de caractères sexuels externes permet de distinguer, sans erreur possible, les mâles et les femelles. Un dimorphisme suffisamment net s'observe ainsi chez les Carabides, les Dytiscides, les *Hydrous*, les *Timarcha*, où il porte sur les tarses ; chez les Mélolonthiens où il affecte les antennes ; chez les *Oryctes* où il se traduit par

les ornements du front et du thorax ; chez le Lucane où il porte sur les mandibules ; chez diverses espèces de *Geotrupes*, d'*Otiorynchus*, etc., où un examen minutieux de la morphologie externe permet quelquefois de reconnaître des épines, des saillies, etc., par lesquelles les deux sexes se différencient l'un de l'autre.

Pour toutes les espèces où une telle séparation m'a été possible, j'ai établi le coefficient de chitine propre à chaque sexe.

La comparaison des différences sexuelles du coefficient de chitine nous sera facilitée par la construction d'un graphique, analogue à celui que nous avons établi pour comparer les espèces (fig. 3 et 4).

Classons les types étudiés en deux séries suivant leur régime, carnivore ou végétarien, et dans chaque série rangeons les espèces dans l'ordre croissant des coefficients de chitine moyens. Sur un système d'axes pour chaque série, représentons les espèces par des points équidistants portés en abscisses

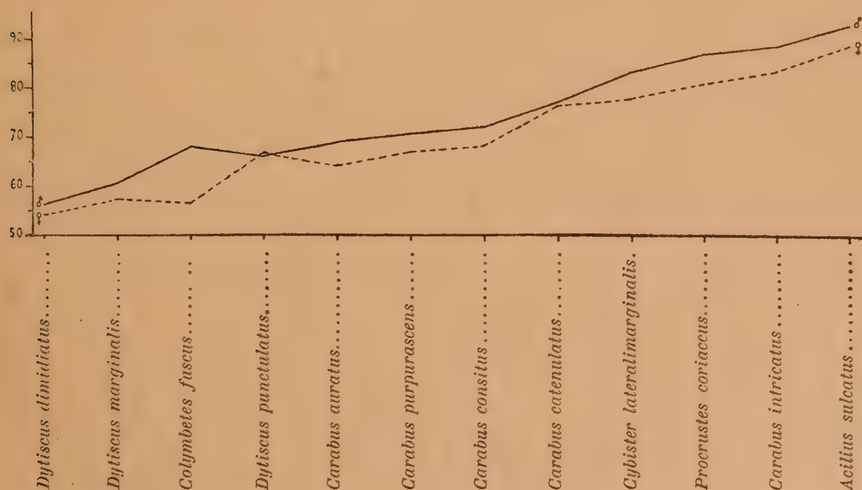


Fig. 3. — Variations sexuelles du coefficient de chitine chez les Coléoptères carnivores.

et, en chaque point, élevons deux ordonnées respectivement proportionnelles aux coefficients de chitine des deux sexes. Ensuite, dans chaque graphique, joignons les points représen-

tant les coefficients des mâles, et de même ceux représentant les coefficients des femelles. Rapprochons les deux graphiques et voyons ce qu'ils nous apprennent.

Chez les carnivores (fig. 3), les mâles se distinguent par une production relative de chitine presque toujours un peu plus forte que chez les femelles. Il n'y a guère d'exception que pour *Dytiscus punctulatus* où l'avantage est au contraire au sexe femelle. D'ailleurs, l'excédent du coefficient mâle est constamment peu élevé, il est même nul dans l'une des espèces, *Carabus catenulatus* et, comme il existe entre les individus de même sexe des écarts d'amplitude assez grande, il arrive quelquefois qu'on ne peut le reconnaître que si la moyenne des coefficients sexuels de l'espèce a été établie au moyen d'un nombre suffisant d'individus (1).

Chez les Coléoptères à régime végétarien (fig. 4), en y faisant rentrer les Bousiers, nous ne trouvons pas la même constance de résultats : l'excédent de l'un des coefficients sur l'autre est tantôt à l'avantage du sexe mâle, tantôt à l'avantage du sexe femelle ; en outre, très souvent, les écarts entre les deux

(1) Comme exemple, je reproduis ici les nombres trouvés successivement pour *Dytiscus dimidiatus*, les mesures ayant été effectuées sur de petits groupes d'individus jusqu'à concurrence de 30 dans chaque sexe.

Nombre d'individus		Poids moyen	Poids de chitine moyen	Cœfficent sexuel
1re mesure . . .	♂ : 10 .	235,1	12,3	52,3
	♀ : 7 .	273,2	17,2	62,9
Après la 2e mesure.	♂ : 19 .	248,8	14,2	57
	♀ : 22 .	258,8	14,6	56,5
Après la 3e mesure.	♂ : 30 .	243,7	13,68	56,1
	♀ : 30 .	252,7	13,66	54

Comme on le voit, la première mesure seule aurait pu laisser croire à un excédent du côté des ♀, mais à mesure que s'élevait le nombre d'individus étudiés, les coefficients prenaient une valeur plus exacte. Il est clair qu'avec un nombre plus grand encore d'individus l'exactitude se serait encore améliorée Mais, au delà d'une certaine approximation, la précision n'a plus d'intérêt.

sexes sont très accentués, beaucoup plus que chez les Coléoptères carnivores : c'est alors généralement dans le sexe ♂ qu'est réalisée la grosse surproduction de chitine (*Melolontha vulgaris*, *Timarcha tenebricosa*, *Lucanus cervus*, *Timarcha coriaria*) (1).

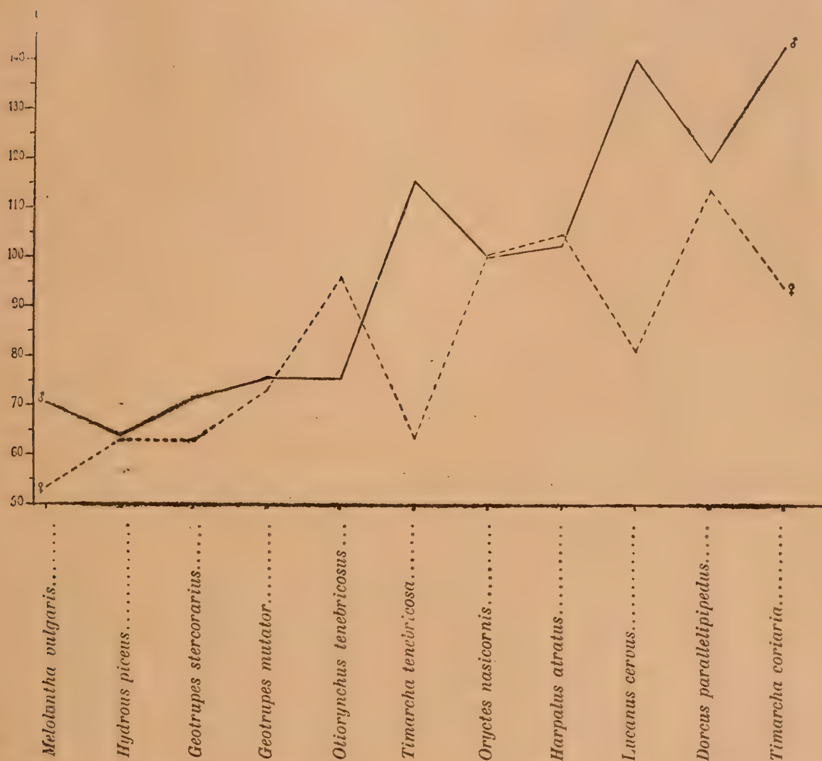


Fig. 4. — Variations sexuelles du coefficient de chitine chez les Coléoptères végétariens.

En résumé, il ne semble pas qu'une loi tout à fait générale puisse être tirée de cette étude des coefficients sexuels de chitine. Ce que l'on peut dire, c'est que le plus souvent les mâles

(1) On remarquera qu'*Hydrous piceus*, espèce allotrophique et les Bousiers, à régime coprophage, pourraient, d'après la nature de leur alimentation, être classés tout aussi bien avec les carnivores qu'avec les végétariens. Effectivement leurs différences sexuelles dans la production de la chitine paraissent bien rentrer dans la règle propre aux carnivores, à savoir : un léger excédent du côté mâle.

l'emportent sur les femelles au point de vue de la production de la chitine, la différence restant très faible chez les Coléoptères carnivores, alors qu'elle est surtout très marquée chez certaines espèces végétariennes.

Voici maintenant le moment venu de nous rappeler, avec Lamarck, « qu'il n'y a réellement dans la nature que des individus » (1). Il nous faut donc, pour serrer la réalité d'un peu plus près, étudier comment se comportent les divers individus d'une même espèce en ce qui concerne la production de la chitine ; autrement dit, voir comment varie le coefficient individuel de chitine et dans quelles limites il peut s'écarter du chiffre moyen trouvé pour l'espèce. Par là, nous serons amenés à reconnaître le rôle de certains facteurs que nous n'avions pas encore considérés.

Il ne pouvait être question d'entreprendre une telle recherche sur toutes les espèces étudiées au chapitre II. Seules, quelques-unes de celles-ci s'y prêtaient ; car elles devaient remplir certaines conditions, dont on va comprendre l'importance.

Tout d'abord une étude de variations individuelles n'a d'intérêt qu'à condition de porter sur un grand nombre d'individus. Par conséquent, les espèces choisies devaient être suffisamment communes, pour qu'il fût facile de s'en procurer une quarantaine d'individus, soit 20 dans chaque sexe. Il fallait en second lieu pouvoir séparer les mâles et les femelles, afin que le sexe n'intervînt pas parmi les facteurs des variations étudiées. D'où la nécessité de s'adresser à des espèces possédant des caractères de dimorphisme sexuel. Enfin il y avait avantage à ce que les espèces choisies fussent parmi les plus grosses des Coléoptères, pour qu'il n'y eût point dans les pesées d'erreurs relatives trop importantes, capables de dépasser l'amplitude des variations recherchées.

Les 4 espèces suivantes remplissaient les conditions que je viens d'énumérer : *Dytiscus marginalis*, qui est le Dytique le

(1) Lamarck : Appendice aux « Recherches sur l'organisation des corps vivants » (Réimprimé dans le *Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XL, 1906, p. 518).

plus commun des environs de Paris, *Carabus catenulatus*, que j'ai pu récolter en extraordinaire abondance, pendant l'hiver de 1912, sous les écorces des troncs abattus dans la forêt de Fontainebleau, *Geotrupes mutator*, qui nidifie avec entrain, au premier printemps, sur les pâturages de montagnes du centre de la France, enfin *Melolontha vulgaris*, que le mois de mai ramène tous les ans en nombre plus que suffisant.

Les individus, minutieusement pesés, étaient traités par la potasse à chaud, dans des conditions identiques à celles que j'ai précisées pour les espèces. Le poids de chitine mesuré, après dessiccation, à 1 mg. près, permettait de calculer le coefficient de chitine de l'individu :

$$\frac{p}{P} \times 1000 = c \qquad (1)$$

Pour comparer entre eux dans une même espèce les coefficients individuels, utilisons le procédé graphique dont nous nous sommes déjà servi pour les coefficients spécifiques. Après avoir séparé dans chaque espèce les ♂ d'un côté, les ♀ de l'autre, classons les individus de même sexe dans l'ordre croissant des poids. Sur l'axe des abscisses représentons les individus ainsi classés par des points équidistants et, en chaque point, élevons une ordonnée proportionnelle au coefficient de chitine. La ligne qui joint les sommets de toutes les ordonnées est une ligne brisée irrégulière, à oscillations plus ou moins amples suivant l'espèce et le sexe. Ces oscillations expriment les variations individuelles du coefficient de chitine (fig. 5, 6, 7 et 8).

(1) J'ai exprimé ce coefficient c par un nombre sans décimales On pourra s'étonner que je n'aie point cherché à lui donner une précision plus grande. Un simple calcul d'erreur nous fait voir qu'avec une balance sensible à 1 mg., les pesées effectuées pour p et pour P sur les Insectes étudiés ne permettaient point d'obtenir pour $\frac{p}{P} \times 1.000$ une plus grande approximation. Il est facile de calculer qu'on a sur les coefficients, des erreurs absolues comprises :

pour *Dytiscus marginalis*, entre 0,4 et 0,7,
pour *Melolontha vulgaris*, entre 0,7 et 1,5,
pour *Geotrupes mutator*, entre 0,9 et 2,
pour *Carabus catenulatus*, entre 1,4 et 2,2.

Dans ces conditions, il serait tout à fait illusoire d'exprimer le nombre c avec une ou plusieurs décimales.

A quoi peuvent tenir ces variations individuelles?

Il est clair tout d'abord qu'elles ne sont point imputables à des différences radicales de régime alimentaire ; en gros, les individus d'une même espèce se nourrissent du même genre d'aliments et le hasard ne crée entre eux que de petites différences portant sur la quantité et la qualité des substances ingérées.

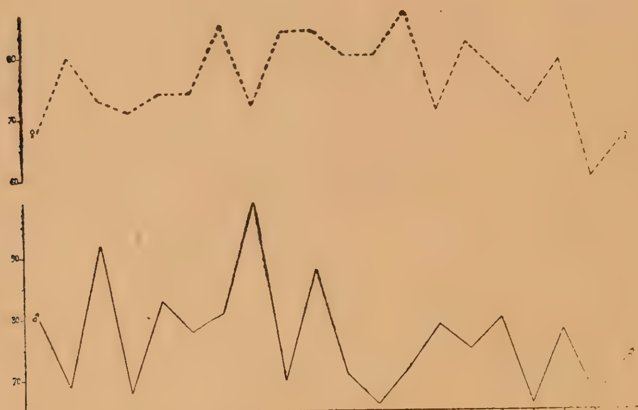


Fig. 5. — Variations individuelles du coefficient de chitine chez *Carabus catenulatus*. ♂♂, variations chez les mâles ; ♀♀, variations chez les femelles.

L'influence du sexe se trouve également éliminée, puisque nous avons eu soin de choisir des espèces où il fût possible de n'étudier ensemble que des individus de même sexe.

Nous pouvons supposer alors que la taille joue ici un rôle important. Les individus étudiés dans les quatre espèces que j'ai choisies présentent des différences de taille assez notables, et je me suis effectivement demandé si ces différences n'entraîneraient point pour une grande part les variations que je constatais dans la production relative de la chitine, sécrétion de surface. Or, les graphiques tels que nous venons de les construire nous fournissent immédiatement une réponse négative. Si la taille des individus intervenait ici, les plus petits, ayant une plus grande surface relative, auraient relativement plus de chitine et les plus gros, relativement moins de la même substance. Autrement

dit, lorsque la courbe des poids s'élève, la courbe des coefficients *c* devrait s'abaisser à partir de l'origine.

On voit qu'il n'en est rien dans l'ensemble. On constate bien, pour *Dysticus marginalis* ♂ (fig. 6), une légère chute de la courbe des coefficients *c* de droite à gauche ; on pourrait, à la rigueur, voir aussi un abaissement, d'ailleurs peu nettement marqué, chez *Carabus catenulatus* ♂ (fig. 5). Mais le phénomène ne se retrouve pas pour les autres collections d'individus que j'ai étudiées et une influence de la taille ne se constate point, en général, sur les graphiques que nous avons construits.

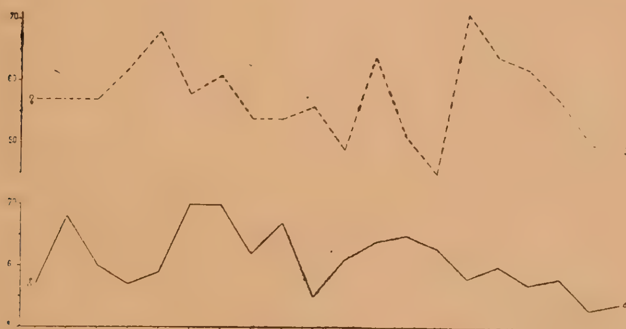


Fig. 6. — Variations individuelles du coefficient de chitine chez *Dytiscus marginalis*.

Faut-il en conclure que cette influence n'existe point, alors que nous l'avons certainement reconnue (v. chap. III) entre espèces choisies de telle façon qu'elles différassent uniquement par la taille ? De ces deux résultats contradictoires, obtenus par des méthodes différentes, retenons le résultat positif et voyons si, de l'étude que nous avons faite des variations individuelles du coefficient *c*, on peut légitimement tirer la conclusion que la taille n'intervient point dans la production de la quantité relative de chitine.

Si j'avais été tenté de croire que la sécrétion de chitine chez l'Insecte adulte est un phénomène physiologique simple, dépendant d'un très petit nombre de conditions, la contradiction que je viens de signaler eût été très propre à me ramener à une plus juste idée de sa complication. Si la taille, en dehors du régime

alimentaire, était le seul facteur capable de déterminer chez l'Insecte la quantité relative de chitine, des individus de même espèce et de même sexe, ayant même forme et même alimentation, devraient avoir une quantité de chitine proportionnelle à leur surface, c'est-à-dire à $P^{\frac{2}{3}}$, c'est-à-dire relativement plus grande lorsque P est petit que lorsqu'il est grand. S'il n'en est rien, c'est qu'il intervient ici d'autres conditions, conditions qui diffèrent d'un individu à l'autre (et qui s'éliminaient au contraire lorsque, au chapitre III, je comparais les espèces à l'aide de valeurs moyennes, obtenues sur un nombre suffisamment grand d'individus). Parmi ces conditions variables d'un individu à l'autre, on peut citer : la quantité de nourriture qu'il a rencontrée au cours de sa vie, les conditions d'humidité, de température, de luminosité qu'il a traversées, etc. Mais on peut soupçonner qu'une circonstance surtout doit avoir ici de l'importance, c'est l'âge de l'Insecte, sa plus ou moins grande maturité comme imago.

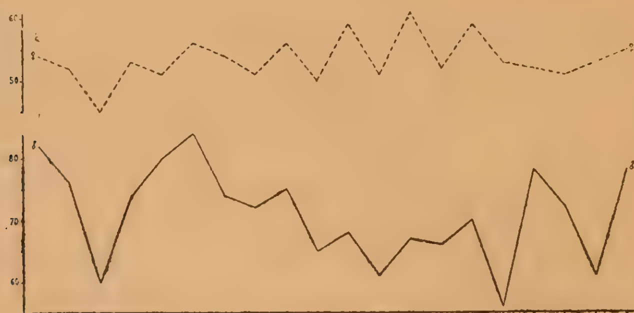


Fig. 7. — Variations individuelles du coefficient de chitine chez *Melolontha vulgaris*.

Voilà donc un des points sur lesquels devra maintenant porter la recherche : les variations du coefficient de chitine avec le degré de maturité de l'Insecte adulte, sont-elles importantes jusque-là qu'elles masquent l'influence de la taille ? En nous plaçant dans cette hypothèse que nous chercherons à vérifier au prochain chapitre, on peut déjà s'expliquer quelques particularités qui ressortent assez nettement des courbes de variations individuelles précédemment construites, en particulier le fait suivant.

Tandis que chez les mâles on peut quelquefois reconnaître l'influence de la taille (voir notamment *Dytiscus marginalis* ♂ et *Carabus catenulatus* ♂, fig. 6 et 5), il est certaines femelles chez qui la courbe des coefficients *c*, loin de descendre, paraît au contraire avoir tendance à s'élever : c'est ce que l'on remarque chez *Melolontha vulgaris* ♀ (fig. 7) ; or on sait que le Hanneton adulte ne vit hors de terre que quelques semaines, consacrées à la maturation des produits génitaux et à la préparation de la ponte, les individus mourant, une fois la reproduction de l'espèce assurée. Les femelles que j'ai étudiées, au

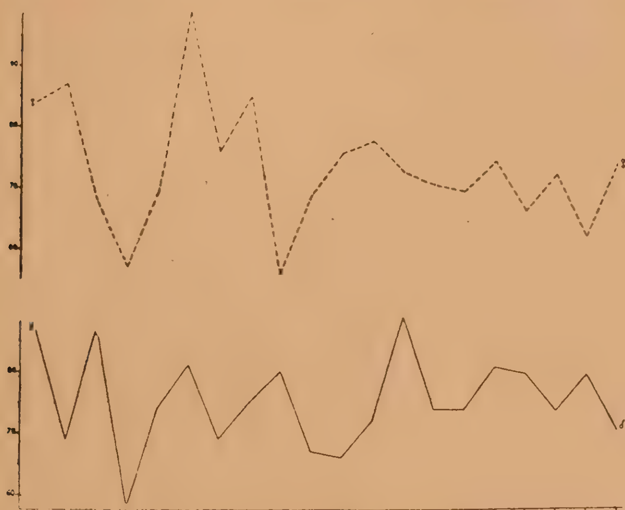


Fig. 8. — Variations individuelles du coefficient de chitine chez *Geotrupes mutator*.

moment où je les pesai, se trouvaient inégalement rapprochées du moment de la ponte, c'est-à-dire inégalement vieilles comme imagos ; or, comme le poids des œufs, augmentant jusqu'à la ponte, augmente d'autant le poids du corps de la femelle, on peut dire avec beaucoup de vraisemblance que les femelles les plus âgées étaient aussi les plus lourdes et qu'un classement par ordre de poids croissants a eu beaucoup de chance de coïncider avec le classement par ordre de maturité croissante. On comprend sans peine que dans ces conditions, si le poids de chitine de l'Insecte augmente avec sa maturité d'imago, la courbe des

coefficients *c*, dans son ensemble, restera horizontale, ou même pourra s'élever.

Le même phénomène n'a pu se produire avec les femelles des trois autres espèces : *Carabus catenulatus*, dont tous les individus furent pris en pleine léthargie hivernale, en dehors par conséquent de toute période d'activité sexuelle, *Geotrupes mutator* et *Dytiscus marginalis*, qui vivent deux ou plusieurs années et traversent plusieurs périodes intermittentes de maturation ovulaire. Il est clair qu'ici les œufs n'intervenaient plus régulièrement pour augmenter le poids du corps d'autant plus qu'ils étaient plus mûrs et faire ainsi coïncider l'échelle des poids des femelles avec l'échelle de leur maturité d'imago sexuée. Dans ces conditions la courbe des coefficients *c* ne peut présenter que les plus grandes irrégularités.

Cette étude des variations du coefficient individuel de chitine nous a fait toucher du doigt la complexité des causes qui déterminent le taux de chitine d'un Insecte. Elle nous a montré la nécessité d'approfondir la relation que nous soupçonnons déjà entre ce taux de chitine et l'âge plus ou moins avancé de l'individu imaginal.

CHAPITRE V

LA PRODUCTION DE LA CHITINE DANS SES RAPPORTS AVEC L'ÉVOLUTION ONTOGÉNIQUE

Parmi les phénomènes que la nature vivante offre aux yeux du naturaliste, il n'en est pas de plus propre à captiver son attention que « ces merveilles de l'évolution que l'on appelle métamorphoses ». Il n'est point de question de la physiologie ou de la morphologie des Insectes qui ne gagne en intérêt à être étudiée dans ses rapports avec la métamorphose, dans ses relations avec les existences successives de l'animal métabolique et, en un mot, avec toute son évolution. Ainsi en est-il pour la question de la chitine.

L'existence de processus métaboliques, grâce auxquels l'Insecte acquiert d'emblée, pour ainsi dire, sa forme, sa taille, son organisation définitives et l'aptitude à remplir toutes les fonctions de la vie, permet, dans une première approximation, de considérer comme tout à fait comparables entre eux, au point de vue de leur maturité organique, les Insectes arrivés à l'état adulte. C'est ce que j'ai fait jusqu'ici à propos de la production de la chitine : j'ai négligé les différences de maturité des Insectes comme causes des variations observées.

Cependant la constatation d'assez notables variations individuelles nous a conduits à nous demander si précisément, parmi les facteurs auxquels elles sont dues, n'interviendrait pas le degré de maturité de l'Insecte adulte. Ce dernier en effet s'échappe-t-il de la dépouille nymphale avec une constitution absolument immuable et définitive, ou bien certains éléments

de cette constitution se modifient-ils encore dans une certaine mesure pendant la durée de sa vie ailée ? En particulier la carapace chitineuse sort-elle définitivement formée du travail de la métamorphose ou bien continue-t-elle encore chez l'imago à s'accroître en épaisseur, à se durcir, à se consolider ?

Pour résoudre pareil problème, il fallait pouvoir mesurer la quantité de chitine d'Insectes fraîchement métamorphosés. Et le seul moyen de se procurer sûrement ces derniers était de faire transformer des larves au laboratoire même, de façon à pouvoir recueillir les adultes dès leur éclosion.

D'autre part l'Insecte n'existe pas seulement comme adulte ; on ne peut, sous peine de laisser échapper des faits importants, faire abstraction de sa vie larvaire. Celle-ci n'est point négligeable et, justement en ce qui concerne la chitine, elle présente un phénomène de grande importance et d'interprétation difficile, celui de la *mue*.

Il était donc intéressant, à divers points de vue, d'étudier la production de la chitine dans ses rapports avec l'évolution ontogénique tout entière de l'Insecte. Pour cela il s'imposait de faire au laboratoire l'élevage d'une espèce capable de vivre en captivité comme larve et comme adulte et d'y subir sans difficultés la métamorphose. C'est ce que j'ai entrepris et mené à bien avec *Dytiscus marginalis*. Les observations que j'ai pu faire sur cet Insecte au cours de son évolution ne concernent pas seulement la production de la chitine ; elles dépassent cette question un peu spéciale et le présent chapitre, tout en gravitant autour d'elle, pourra paraître quelquefois s'en éloigner notablement. Mais en réalité, je ne ferai que rattacher ici le problème de la chitine à toute l'histoire physiologique de l'ontogénie de l'Insecte.

J'ai fait deux tentatives successives, l'une pendant l'hiver de 1911, l'autre pendant celui de 1912, pour élever des Dytiques depuis l'œuf jusqu'à la forme adulte. La seconde seule de ces tentatives, pour laquelle je bénéficiai de l'expérience acquise l'année précédente, m'a donné des résultats jusqu'au bout satisfaisants. C'est donc de l'élevage de 1912 que je vais parler, me bornant à signaler les observations intéressantes que j'avais pu faire dans mon premier essai.

A la fin d'octobre 1911, un grand nombre de *Dytiscus marginalis* ♂ et ♀ furent placés dans un aquarium du laboratoire. Ils avaient été minutieusement triés dans un lot abondant de Dytiques qui renfermait aussi deux autres espèces, *D. dimidiatus* et *D. punctulatus*.

En n'introduisant ainsi dans mon expérience qu'une seule espèce, déterminée avec soin pour chaque individu, j'étais sûr de connaître plus tard avec certitude l'espèce des larves sur lesquelles devaient porter mes observations.

Les Dytiques furent nourris avec de la chair de grenouille. Ils s'accouplèrent pendant le mois de décembre et, pendant les 3 ou 4 derniers jours de ce mois, les ♀ commencèrent à pondre leurs œufs, suivant leur habitude bien connue, dans des tiges d'iris, que j'avais placées dans l'aquarium. La ponte se prolongea ainsi, autant que j'ai pu l'observer, pendant environ trois semaines. Les tiges d'iris, à mesure qu'elles étaient remplies d'œufs, étaient mises dans un aquarium spécial, où je transportais aussi les œufs qui avaient été abandonnés simplement dans l'eau et qu'il était facile de recueillir au fond de celle-ci.

Les éclosions commencèrent vers le 30 janvier et s'échelonnèrent jusqu'au 18 février, c'est-à-dire pendant une durée de trois semaines, égale à celle pendant laquelle s'était prolongée la ponte. Dans les conditions où ils se trouvaient placés au laboratoire, les œufs ont donc mis, en moyenne, assez exactement 30 jours pour donner de jeunes larves.

Celles-ci, au fur et à mesure de leur naissance, étaient placées isolément dans de petites cuves, et à chacune était attribué un numéro. J'évitais ainsi toute confusion, pour les observations que je voulais faire sur chaque larve en particulier, et en second lieu je rendais impossible la destruction mutuelle à laquelle elles n'auraient point manqué de se livrer, si je les avais mises en présence les unes des autres. Par là j'éliminais la cause de mort la plus grave qui pouvait menacer le succès de mon élevage (1).

(1) A vrai dire, même en éliminant cette cause, j'avais eu dans mon premier essai en 1911, un déchet considérable. Je l'ai attribué, par la suite, à la raison suivante : pour éviter que l'eau où vivaient les larves ne se souillât trop vite, j'avais placé d'une cuvette à l'autre, un petit siphon en verre, grâce auquel l'eau circulait sans interruption de la première cuvette

Les cuvettes où je plaçais les larves dès leur naissance avaient une contenance de 250 cc. ; dès leur première mue, qui survient comme nous le verrons, à peu près une semaine après la sortie de l'œuf, les animaux étaient transportés dans une cuvette plus grande, d'environ 1.500 cc. où ils avaient tout l'espace et le volume d'eau nécessaires pour achever librement leur croissance.

Aux mois de février et de mars, il n'est pas très commode de se procurer les animaux variés, larves d'Insectes, petits Crustacés, têtards de Batraciens, dont les larves de Dytiques font, dans la nature, leur principale alimentation. J'ai dû me contenter de servir à celles que j'élevais des Vers de vase (larves de *Chironomus plumosus*), qu'elles consomment en assez grande quantité à l'état libre et dont elles ont fait en captivité leur aliment exclusif, depuis leur naissance jusqu'à leur transformation. Les Vers de vase leur étaient donnés à discrétion et le manque de proies plus variées ne paraît pas avoir apporté d'obstacles ni de troubles à la prospérité de mes élevages.

Pour préciser toutes les conditions dans lesquelles les larves se sont développées, je dois signaler encore que la température du laboratoire, très constante, était à peu près 15°C. C'est là un chiffre notablement supérieur à celui qui représente la température des eaux des mares, dans les environs de Paris, au même moment de l'année. Mais ici il faut bien se rappeler que dans la nature les Dytiques ne pondent et, par suite, leurs larves n'éclosent que beaucoup plus tard dans l'année. « L'époque de l'éclosion des larves, dit Régimbart (1877), s'étend en général

à la dernière ; par ce moyen, en somme, je faisais vivre les bêtes dans l'eau courante. Je suis fondé à croire que c'est là la cause de la mortalité énorme qui les décima. Car l'année suivante, sans rien changer aux autres conditions de leur vie, je les laissai simplement dans l'eau stagnante, en renouvelant celle-ci tous les jours ou tous les deux jours, et les déchets de cet élevage furent insignifiants.

Ce qui vient confirmer ma manière de voir, c'est une observation identique de Legendre (1908), qui, élevant des Limnées, constata une mortalité considérable quand il essaya de les faire vivre dans l'eau courante. Dans la nature, les Limnées comme les larves de Dytiques ne se rencontrent point dans les ruisseaux ni les rivières, mais bien dans les étangs et les mares. Il est intéressant de signaler que ces animaux, vivant normalement dans l'eau stagnante, s'accommodent très mal de l'eau courante.

de la fin de l'hiver au milieu du printemps ; il est rare qu'elle se continue après la fin d'avril ». Or, j'ai pris à plusieurs reprises, dans les forêts de Verrières et de Sénart, pendant le mois de juin 1911 (le 19 juin notamment), des larves qui, à en juger par leur taille, n'avaient certainement pas plus de dix jours d'existence. Aussi suis-je porté à croire, pour ma part, que l'éclosion se poursuit jusqu'au commencement de l'été et que bon nombre de larves effectuent toute leur croissance pendant les mois de mai, juin et juillet. A une telle époque, la température moyenne est au moins égale, sinon supérieure, à la température de 15° C relevée dans le laboratoire où avaient lieu mes élevages. Je ne crois donc point que le développement de mes larves ait pu différer beaucoup, pour des raisons de température, de ce qu'il est dans la nature, toutes choses égales d'ailleurs.

De même les conditions d'abondante nourriture où mes larves ont vécu ne diffèrent point autant qu'on pourrait croire de celles qui sont réalisées dans les mares au printemps. Qui ne s'est étonné du nombre prodigieux de têtards que l'on voit grouiller en avril dans l'eau du bord des étangs, lorsque viennent d'éclore les pontes des Batraciens ? Plus tard, en mai et en juin, j'ai eu souvent la curiosité de dénombrer les animaux d'espèces variées que ramène chaque coup de troubleau donné dans les petites mares des bois de Verrières : larves d'*Acilius*, d'*Agrion*, d'*Œschna*, larves innombrables de Moustiques et de Chironomes, têtards de toutes dimensions, proies de toute nature, grosses ou petites, j'ai peine à croire que la voracité du Dytique ne trouve point là de quoi se satisfaire, aussi largement que dans mes cuvettes d'élevage.

Ayant ainsi défini de façon précise les circonstances de la captivité où j'ai fait évoluer des Dytiques depuis leur naissance jusqu'au delà de leur métamorphose, il ne me reste plus, avant d'exposer les résultats de mes observations, qu'à indiquer les points principaux sur lesquels j'ai dirigé ces dernières.

J'ai d'abord cherché à fixer dans des courbes de croissance l'histoire de l'évolution ontogénique du Dytique : c'était une étude indispensable, qui devait me donner le fond sur lequel je pourrais situer les phénomènes relatifs à la production de la chitine au cours de l'ontogénie. Ces phénomènes, je les envisage d'abord chez la larve, où ils sont particulièrement intéressants à cause

des *mues*; puis chez l'adulte, à des époques plus ou moins éloignées de l'éclosion imaginale; enfin dans la période de transition qui, par la métamorphose, conduit du stade larvaire au stade imaginal.

Les variations de poids que subissent les animaux au cours de leur vie, en exprimant sous forme mesurable le résultat brut des phénomènes complexes de la nutrition, traduisent assez bien la marche de l'évolution ontogénique, et permettent de la représenter sous forme de courbes de croissance. Houssay, dans ses études sur les Poules (1907), a bien montré tout le parti que l'on pouvait tirer de la construction de telles courbes et de leur correcte interprétation, pour s'éclairer sur les états physiologiques ou même pathologiques qu'elles manifestent.

J'ai pesé minutieusement et régulièrement mes Dytiques depuis leur naissance et n'ai dû interrompre ces mesures que pendant la vie nymphale qui a lieu sous terre. Mais pour ces pesées, une précaution était indispensable, comme on le comprendra à l'énoncé du fait suivant, rapporté par Portier (1911, p. 133) :

« A une larve de Dytique, du poids de 0 gr. 78, on donne un poisson (*Phoxinus lævis*) du poids de 0 gr. 75. Elle « épuise » sa proie de 1 h. 35 à 10 heures du soir. A ce moment elle rejette le poisson qui n'est plus constitué que par le squelette recouvert de la peau flasque et d'ailleurs intacte.

La larve à ce moment pèse 1 gr. 15. Elle a donc gagné 0 gr. 47. Elle a donc augmenté de 60 0/0 de son poids ! »

Pour se mettre à l'abri de telles augmentations momentanées du poids, capables de briser l'allure normale de la courbe de croissance, il était indispensable de peser les larves à un moment suffisamment éloigné de leur dernier repas et, pour cela, elles étaient privées de tout aliment 5 ou 6 heures environ avant d'être portées sur la balance.

La pesée était alors faite de la façon suivante : un petit récipient en verre mince, contenant de l'eau, était taré avec grand soin sur l'un des plateaux. La larve était aussi rapidement et aussi complètement que possible séchée sur du papier buvard, puis portée dans l'eau du récipient. L'équilibre était rétabli avec des poids marqués mis sur l'autre plateau. En opérant assez vite,

l'évaporation de l'eau sur la balance était insignifiante et le poids pouvait être obtenu à 1 mg. près.

Arrivés à l'état d'imagos, les Dytiques, encore très voraces, étaient également soumis à un jeûne de 5 ou 6 heures avant d'être pesés. Ensuite il n'y avait plus qu'à les sécher minutieusement avant de les mettre sur la balance.

Les nombres obtenus dans ces pesées m'ont servi à construire la courbe de croissance de chaque animal, en portant en abscisses les temps écoulés depuis la sortie de l'œuf et en ordonnées les poids réalisés par le Dytique à chaque intervalle de temps. Ces intervalles sont en général de trois jours, sauf à certains moments intéressants de la vie de la larve où j'ai reconnu nécessaire de peser l'animal tous les jours, afin de pouvoir bien préciser la forme de la courbe à ces moments-là.

La figure 9 réunit les courbes de croissance de 4 Dytiques. On peut voir que dans leur ensemble ces courbes présentent une forme générale à peu près identique d'un individu à l'autre. Par leur allure, par les accidents qu'elles présentent, elles traduisent un certain nombre de phénomènes importants que j'aurai tout à l'heure à expliciter.

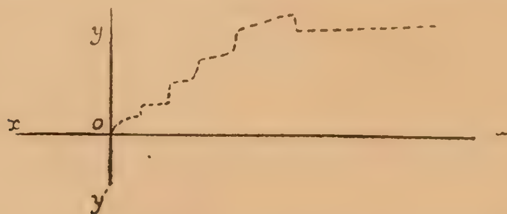
On sait quelle forme affecte la courbe de croissance d'un animal dont l'évolution ontogénique se fait par différenciation continue et progressive. Cette forme, J. J. Deschamps (1902) la prévoit par le calcul pour une espèce cellulaire unique croissant dans un milieu limité où s'accumule les excreta ; il montre qu'elle doit être comprise entre deux asymptotes horizontales avec un point d'inflexion à mi-hauteur entre les deux. D'après ses propres recherches sur la croissance des Poules, et en utilisant aussi les données de Cligny (1905) sur la Plie, de Mlle Stefanowska (1903) sur la Souris blanche, de C. Henry et L. Bastien (1904) sur l'Homme, Houssay (1907) montre « que la forme des courbes de croissance ainsi définie : « concavité d'abord supérieure, point d'inflexion, concavité inférieure, tendance terminale à l'horizontale », est applicable à tous les animaux et qu'elle a pour déterminisme l'auto-intoxication universelle » (p. 171) ; la position du point d'inflexion dépend du degré de l'intoxication et se rapproche de l'origine quand celui-ci augmente pour des causes extérieures (nature du régime alimentaire, par exemple).

Il n'existe guère, à ma connaissance de données précises et suivies sur la courbe ontogénique des Insectes et notamment des Insectes holométaboliques (1). Voyons ce que l'histoire du Dytique nous apprend de nouveau sur les phénomènes de la croissance au cours de la vie animale.

A sa sortie de l'œuf, la larve du Dytique bordé est un petit organisme d'environ 1 cm. de long et pesant 25 mg. Elle augmente de poids très lentement tout d'abord, et cela jusqu'à la première mue, qui survient en général au bout de la première semaine. Cette première mue, avec laquelle coïncide un brusque accroissement momentané du poids, marque le début d'un relèvement notable de la courbe. La deuxième mue qui a lieu 8 jours après la première accentue encore ce relèvement et la larve entre dans la période où sa croissance absolue est le plus rapide ; cette période coïncide à peu près avec la troisième semaine à partir de la sortie de l'œuf.

Au bout de la troisième semaine environ, la croissance commence à se ralentir très légèrement et c'est à ce moment que se place le point d'inflexion de la courbe. Mais le ralentissement est très faible et on peut dire que la larve ne s'arrête guère d'augmenter de poids jusqu'à ce qu'elle ait presque atteint sa taille maxima. Alors la courbe s'incurve très rapidement pour devenir

(1) C'est sous une forme purement théorique que Henneguy dans son traité classique sur les Insectes (1904) oppose la courbe de croissance d'un Papillon à celle d'un Oiseau et à celle d'un Crustacé, en la définissant de la façon suivante : c' « est une ligne brisée ascendante offrant une série



Courbe relative à l'accroissement de taille d'un Papillon (d'après Henneguy).

de crochets correspondant aux différentes mues de la larve. A l'époque de la nymphose la courbe diminue de hauteur, la chrysalide (surtout celle des Bombyx) étant moins volumineuse que la larve, puis elle devient parallèle à l'axe des x, la croissance étant terminée lors du passage de la nymphe à l'imago » (p. 418).

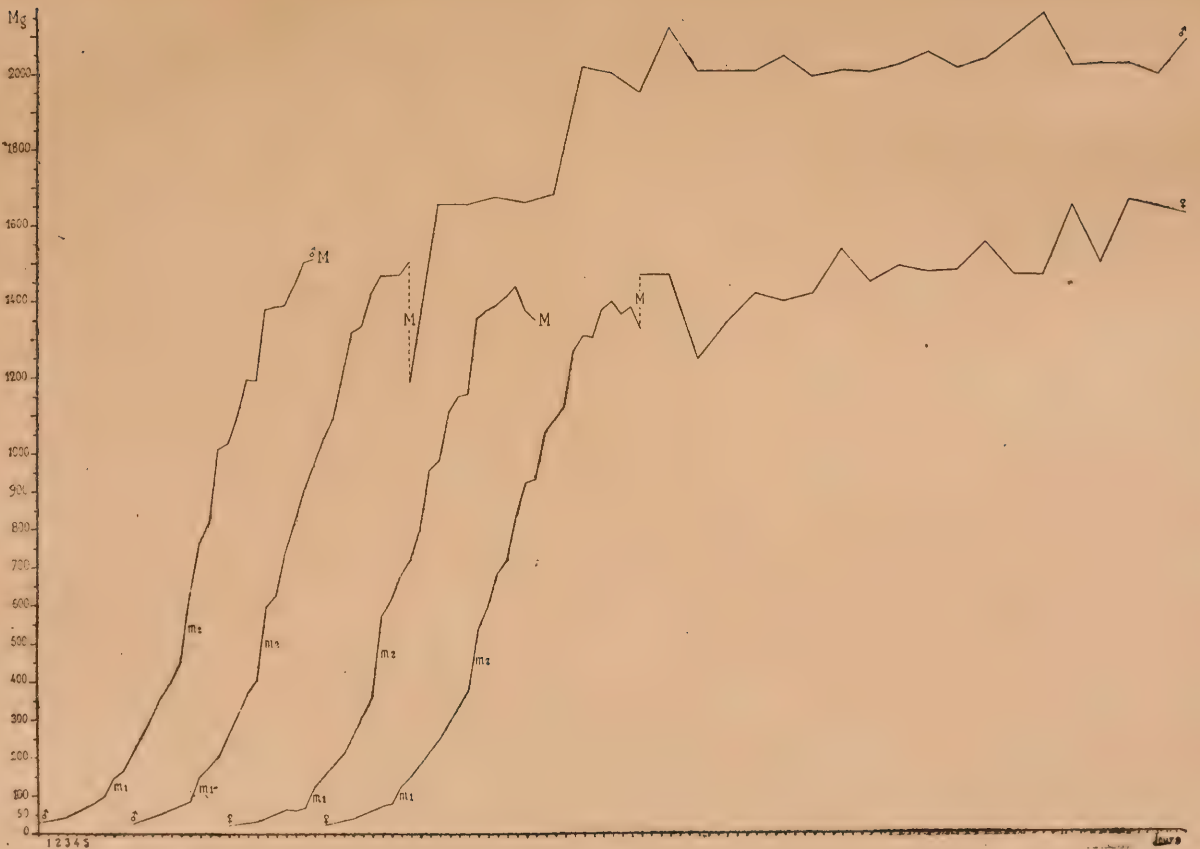


Fig. 9. — Courbes de croissance de 4 Dytiques (*D. marginalis*). m_1 1re mue ; m_2, 2e mue ; M, métamorphose.

asymptote à l'horizontale, et souvent même il y a une perte de poids à peu près continue pendant plusieurs jours.

C'est qu'en effet la larve a cessé presque complètement de s'alimenter. Elle est entrée dans ce que Janet (1909) appelle la « période d'asitose terminale » de la vie larvaire. Elle commence à s'agiter sans relâche et à explorer les bords du récipient dans lequel elle vit. Si ce dernier a des bords abrupts et glissants, n'offrant aucune prise aux efforts que fait la larve de ses pattes antérieures pour s'accrocher à un support et pour sortir de l'eau, l'animal meurt asphyxié. Car son poids est maintenant 60 fois environ ce qu'il était au début, et les flotteurs de son extrémité caudale ne sont plus suffisants pour lui permettre de maintenir ses orifices stigmatiques à la surface de l'eau.

Si au contraire on a placé la larve dans un petit bassin dont le fond incliné aboutit en pente douce à un sol meuble non recouvert d'eau (1), on voit l'animal quitter l'élément où il a vécu jusqu'ici et ramper sur la terre pendant un ou plusieurs jours (2).

(1) J'ai utilisé au laboratoire de petits bassins en ciment dont la figure ci-contre montre la disposition ; à chaque bassin était attenant un compar-



timent rempli de terre de bruyère dans laquelle l'Insecte pouvait s'enterrer pour la métamorphose.

(2) On dit communément qu'un *instinct* le pousse à sortir de l'eau. Je crois, d'après mes observations sur ce point, qu'il n'est pas besoin de faire intervenir ici un instinct mystérieux et providentiel ; la larve, tout simplement, quitte l'eau parce qu'elle y asphyxie, se dirigeant vers l'oxygène comme font les bactéries dans l'expérience bien connue d'Engelman ; ses efforts pour s'élever au-dessus de l'eau, en s'accrochant et en grimpant avec ses pattes, l'amènent tout naturellement à gagner la terre. Une fois qu'elle a largement respiré dans l'air, on la voit au bout de quelques instants retourner à l'eau, puis, pressée de nouveau par le besoin d'oxygène, remonter sur le sol. Si elle ne peut y remonter, on la trouve bientôt

La métamorphose, on le sait déjà, a lieu sous terre. En effet la larve ne reste pas longtemps inactive sur le sol. Au bout d'un temps qui varie de 1 à 5 jours, elle se met à creuser un trou dans la terre et y disparaît (1).

S'étant enfoncée à une profondeur de 3 à 6 cm., elle se ménage, en tassant la terre autour d'elle, une petite loge sphérique dans laquelle elle subira la métamorphose. Le début de ce phénomène, comme on le sait, est marqué par une dernière mue, la mue nymphale, qui livre en effet passage à la nymphe.

La peur de compromettre, par des fouilles trop fréquentes, la métamorphose de mes Dytiques m'a empêché de vérifier à quel moment se place exactement cette mue nymphale. Pour la même raison, je ne sais pas non plus à quelle date la mue imaginale fait, de la nymphe, sortir l'imago. Autrement dit, je ne peux préciser combien de temps durent les phénomènes de la métamorphose. Depuis le moment où l'animal quitte l'eau et s'enfonce dans la terre, jusqu'au jour où il en sort sous la forme adulte, il s'écoule environ 30 jours. D'après quelques

expirante au fond de l'eau ; des larves, trouvées ainsi asphyxiées, dépourvues de mouvements et paraissant mortes, sont revenues à la vie, quelques heures après avoir été mises sur la terre où elles n'avaient pu parvenir et se sont normalement métamorphosées.

(1) Quel peut bien être le déterminisme de cet enfouissement spontané ? Le mot d'instinct revient ici comme une explication trop facile et purement verbale. Peut-être pourrait-on invoquer une réaction héliotropique négative, en vertu de laquelle l'animal, ayant quitté l'eau pour un sol relativement plus éclairé, cherche à échapper à la lumière en s'enfonçant en terre ; normalement le Dytique est assez lucifuge ; dans les mares comme dans les aquariums, larves et adultes se tiennent abrités sous les feuilles mortes et sous les herbes, tout le temps qu'ils n'emploient pas à respirer ou à se repaître. J'ai remarqué que les larves, une fois sorties de l'eau, avaient une prédilection non douteuse pour les coins sombres de la caisse qui contenait la terre et c'était en général dans un de ces coins sombres qu'avait lieu l'enfouissement. J'ai vu l'une de ces bêtes rester à moitié enfoncée dans son trou, toute la partie postérieure émergeant du sol, exactement dans la position si fréquente que prend la larve dans l'eau, quand elle se cache sous une feuille morte en ne laissant apparaître que les derniers anneaux de son corps. Quelle que soit la valeur de ce rapprochement, l'interprétation qu'il suggère tire encore du poids du fait suivant : la nuit, lorsqu'il y a obscurité complète, la larve sort volontiers de la terre où elle s'est enfoncée et se remet à errer à la surface, voire même quelquefois à retourner à l'eau ; c'est une observation que j'ai pu faire à maintes reprises, en pénétrant la nuit dans le laboratoire où étaient installées mes caisses d'élevage.

observations où j'ai vu la larve encore à l'état de larve dans le sol où depuis plusieurs jours elle était enterrée et d'autres où j'ai rencontré l'adulte déjà formé, mais non encore sorti de terre. je pense que le Dytique bordé doit rester à peu près 30 jours ou un peu plus à l'état de nymphe.

Au fur et à mesure de leur retour à la lumière, j'ai pesé tous les Dytiques nouvellement métamorphosés et j'ai constaté alors, dans la plupart des cas, un fait étonnant : une augmentation de poids, parfois assez notable, subie par l'animal pendant la métamorphose. Je reviendrai plus loin sur ce phénomène remarquable.

Sous sa forme adulte, le Dytique continue d'augmenter encore de poids pendant quelque temps (Cet accroissement de l'adulte est surtout visible chez l'individu ♂ dont je donne ici la courbe), et finalement la courbe atteint l'horizontale autour de laquelle elle oscille avec une amplitude relativement faible. L'augmentation de poids paraît se prolonger assez longtemps chez la ♀, où elle correspond sans nul doute à l'activité et au développement des ovaires.

Si nous cherchons maintenant à apprécier dans son ensemble l'évolution ontogénique du Dytique, nous remarquons tout d'abord qu'elle se divise en trois phases très nettes : une période toute de croissance, c'est la période larvaire ; une phase de différenciations profondes, marquée, dans le cas général, par une légère augmentation de poids, c'est la période nymphale ; enfin une phase d'état relativement très longue, correspondant à la période adulte et où l'accroissement de poids, encore assez notable au début, fait place peu à peu à un état d'équilibre qui ne subit plus de perturbations notables.

Ce qui est frappant chez le Dytique, c'est la brièveté relative de la vie larvaire et la rapidité de la croissance. Il y a, dit Laloy (1908), « une proportionnalité approximative entre le régime plus ou moins azoté de la larve et la durée de son existence ; plus l'alimentation est albumineuse, et plus l'évolution se fait rapidement » (p. 272). Aux exemples nombreux cités par l'auteur à l'appui de cette remarque, j'ajoute ici le cas du Dytique étudié de façon précise. Je regrette seulement que le temps et les circonstances ne m'aient point permis d'étudier

parallèlement d'autres espèces carnivores et surtout en même temps des Coléoptères végétariens. On sait déjà que, chez beaucoup de ces derniers, la vie larvaire est très longue et la croissance très lente ; c'est le cas, entre autres, du Hanneton, du Lucane, de l'Oryctes, du Capricorne. Il serait très intéressant d'établir la courbe ontogénique de ces Insectes et d'y reconnaître quelle position occupe le point d'inflexion. Il est permis de prévoir que l'abscisse de ce point d'inflexion est relativement plus grande que dans la courbe du Dytique. L'expérimentation a déjà fourni, en ce qui concerne les Insectes, des résultats tout à fait concluants sur ce sujet : à la suite d'expériences très précises sur un Insecte dont la larve est polyphage, *Limnophilus flavicornis*, Roques (1911) a bien mis en évidence l'influence du régime alimentaire sur l'évolution de l'Insecte : il a établi en effet que par opposition aux régimes végétariens, le régime carnivore, chez les *Limnophilus*, « 1° provoque une mortalité moindre des larves, des nymphes et des adultes ; 2° entraîne une augmentation de la taille de la larve, de la nymphe et de l'adulte ; 3° précipite l'évolution de la larve, hâte la nymphose et en augmente la durée » (p. 574). Par là se trouve confirmé, pour des animaux très différents, le fait d'expérience constaté chez les Oiseaux, d'abord par Houssay (1907), puis par Magnan (1912), à savoir que la position du point d'inflexion sur la courbe de croissance est sous la dépendance du régime et qu'une alimentation fortement albuminoïde « a pour effet, ainsi que le montrent avec précision les mesures, de rapprocher le point d'inflexion de l'origine ».

Plusieurs points doivent maintenant retenir notre attention et la ramener au problème de la chitine. En premier lieu se présente la question des *mues*.

J'ai constaté que la larve de *Dytiscus marginalis* mue deux fois seulement pendant le cours de sa croissance. Ce nombre de mues paraît être d'une fixité absolue ; sur les très nombreuses larves que j'ai élevées (plus d'une centaine en deux ans), je n'ai jamais vu se produire de mue supplémentaire. La 1re mue a lieu régulièrement entre le 7e et le 10e jour, la 2e a lieu une semaine après, c'est-à-dire entre le 14e et le 17e jour de la vie larvaire. Le poids de chitine rejeté à chaque fois est très faible compa-

rativement au poids de l'animal. La dépouille, recueillie intégralement, lavée à l'eau distillée, puis séchée, pèse en moyenne 1 mg. dans la première mue et 3 mg. dans la mue suivante.

Qu'est-ce, au fond, que ce phénomène de la mue ? Comment faut-il l'interpréter? Que nous apprend, pour cette interprétation, le cas du Dytique étudié ici ?

Depuis Lacordaire (1834), l'opinion classique, qui se répète dans la plupart des ouvrages sur les Insectes, consiste à voir dans la croissance la raison d'être de la mue. « Considérée à un point de vue général, dit Pérez (1910), la mue apparaît imposée, comme condition de la croissance, à tous les organismes dont l'épiderme est chitinogène ; sa signification originelle est purement physiologique. Dans les différents phylums ce phénomène se localise progressivement à des époques fixes de la vie individuelle, dont il marque des étapes régulières, et il acquiert ainsi secondairement une signification morphologique très importante » (p. 224). Cependant faire de la croissance la raison biologique de la mue ne va pas sans difficultés ; Pérez le reconnaît lui-même : car non seulement « la mue ne correspond pas toujours à une simple croissance avec conservation de la forme », mais il y a des cas où elle « correspond exclusivement à un changement de forme sans croissance : telles sont par exemple, les mues successives du stade *Kentrogone* de la jeune Sacculine (Delage), ou la mue qui, du *Nauplius* qui vient d'éclore, fait aussitôt sortir la forme épineuse pélagique de l'*Archizœa* d'un *Lepas* » (p. 227) ; telles sont aussi les mues nymphale et imaginale des Insectes métaboles. Pérez s'efforce cependant de conserver intacte l'interprétation de la mue par la croissance : « A l'origine, dit-il (p. 277), toutes les mues ont dû être des mues de croissance et de différenciation progressive. C'est seulement par un processus de condensation embryogénique, ou de tachygénèse comme on voudra l'appeler, que certaines d'entre elles ont perdu une partie de leur signification primitive. Elles ne sont plus aujourd'hui que des mues de changement de forme, parce qu'elles se produisent comme des rappels héréditaires, à des moments de l'ontogénèse où, l'alimentation extérieure étant supprimée, il y a par cela même inhibition de la croissance » (p. 227).

C'est avec ces raisons très ingénieuses que Pérez tâche de

sauvegarder une hypothèse dont la légitimité ne repose, je crois, sur aucun fait précis et dûment constaté. Je n'ai pu trouver dans les auteurs aucune courbe de croissance d'animaux chitinisés, montrant une relation évidente entre l'accroissement de taille et le phénomène des mues (1). En tout cas, cette relation n'apparaît pas dans la vie larvaire du Dytique.

(1) Ces lignes étaient déjà rédigées, lorsque j'ai pris connaissance d'un travail tout récent de Przibram et Megusar (1912) sur la croissance chez *Sphodromantis bioculata*. Ces auteurs admettent : « dass die Wachstumskurven der Längen treppenförmig verlaufen, indem innerhalb einer Häutungsperiode kaum eine Zunahme stattfindet, diese vielmehr sprungförmig mit der nächsten Häutung eintritt » (p. 702). Or cette conclusion ne résulte pas de mesures nombreuses effectuées sur l'animal dans l'intervalle des mues et au moment même de la mue Ils la tirent uniquement de ce fait qu'une dimension linéaire déterminée, mesurée sur l'animal vivant immédiatement après une mue, puis mesurée de nouveau à la mue suivante sur la carapace chitineuse rejetée, montre, dans les premiers stades, un allongement presque insignifiant. Cet allongement devient même un raccourcissement dans les cinq dernières mues de l'animal (qui mue en tout dix fois). Voici des exemples empruntés au Tableau B des auteurs (p. 715) :

Longueur du prothorax mesurée	Sur l'animal	Sur la peau chitineuse
Après la 1re mue	2,26	»
Après la 2e mue	3,03	2,30
Après la 3e mue	3,99	3,11
. . . .	. . . . .	. . . .
Après la 7e mue	12,66	9,60
Après la 8e mue	16,21	12,04
Après la 9e mue	19,36	14,91

Il est évident que la défroque chitineuse, dès que l'a rejetée l'animal, subit, de l'aveu même des auteurs, un ratatinement (« Schrumpfung »). Pour moi, ce ratatinement masque la croissance subie, dans l'intervalle des mues, par la carapace qui doit suivre l'allongement continu de l'animal; son ratatinement relatif après le rejet reste très sensiblement le même dans les premières mues et dans les dernières, ainsi qu'on peut le calculer d'après les chiffres ci-dessus ; par conséquent, ce serait un fait tout à fait fortuit que ce ratatinement, dans les premières mues, ramenât la dimension considérée à la valeur approximative qu'elle avait à la mue précédente. Ce qu'il faut retenir, à mon avis, c'est que toute mesure de longueur effectuée sur la dépouille chitineuse est illusoire et qu'il est abusif de conclure de pareilles mesures que la croissance de l'animal a lieu par bonds au moment même des mues.

Examinons les courbes que j'ai construites (Fig. 9). Les intervalles de temps dans lesquels se placent les mues correspondent bien à des accroissements de taille un peu plus accusés. Mais ces derniers sont loin d'être aussi marqués qu'il le faudrait pour que la théorie en faveur puisse s'imposer.

On ne peut pas dire que la croissance ait lieu surtout pendant les intervalles où se placent les mues, de telle sorte qu'il suffirait d'additionner les accroissements de taille réalisés pendant ces intervalles pour avoir à peu de chose près la valeur totale du grossissement de la larve depuis sa naissance. La plus grande partie de la croissance s'effectue au contraire en dehors des périodes de mue, et nous voyons par exemple l'animal doubler ou même presque tripler son poids entre la 2e mue larvaire et la mue nymphale. Voilà un résultat semblable à celui que Pantel (1898) a signalé pour la larve de *Thrixion*, et nous devons admettre avec cet auteur que « la cuticule est susceptible de suivre entre des limites très étendues le développement du corps » (p. 39).

Serrons la question de plus près. Que veulent dire au juste ceux qui prétendent expliquer la mue par la croissance. Croient-ils que le rejet de la cuticule ancienne a lieu en vue de permettre un accroissement du corps à la faveur d'une jeune cuticule extensible ? C'est, dans ce cas, une interprétation purement finaliste que je ne discuterai pas ; il est clair qu'on ne peut chercher la cause d'un phénomène dans un fait conséquent de ce phénomène. Ou bien veut on dire alors que c'est le grossissement du corps qui fait éclater la cuticule chitineuse et amène son exuviation ? Pour que ce point de vue soit exact, il faut que l'augmentation de taille ait lieu *avant* le rejet de la chitine et non après ? Les faits nous renseignent-ils là-dessus ?

Il ne m'a été donné que très rarement de pouvoir noter le moment exact où muaient mes larves de Dytiques. La plupart du temps les mues avaient lieu la nuit, je ne pouvais les constater que le lendemain matin et je devais me borner à connaître leur date. Cependant pour deux larves (larves 4 et 12), je trouve sur mes fiches d'élevage les indications suivantes :

Larve 4 : Poids le 13 février : 82 mg.

Mue le 13 février au soir, deux heures environ après avoir été pesée.

Poids le 14 février (24 heures par conséquent après la pesée du 13) : 151 mg.

L'accroissement de poids constaté d'une pesée à l'autre a donc été de 69 mg., c'est-à-dire que pour très peu plus la larve aurait presque doublé son poids. On m'accordera sans peine qu'une telle augmentation n'a pu avoir lieu dans les deux heures qui ont séparé la pesée du 13 de la mue survenue ensuite. L'accroissement de taille a donc eu lieu presque certainement après la mue, et non pas avant. Continuons nos observations :

Même larve : Poids le 20 février : 422 mg.

Deuxième mue le 20 février, 1 h. 1/2 environ après la pesée de ce jour.

Poids le 21 février : 642 mg.

La larve a donc gagné 220 mg. ; il paraît difficile d'admettre que ce gain ait eu lieu en une heure et demie, après la pesée du 13, et que ce soit lui qui ait déterminé la mue. Il est donc là encore infiniment probable que l'accroissement de taille a succédé à la mue, favorisé par elle.

Voici enfin une dernière observation qui, s'il restait des doutes, finirait de les chasser :

Larve 12 : { Poids le 14 février : 80 mg.
Poids le 15 février : 100 mg.

Mue immédiatement après la pesée du 15, le dépouillement ayant commencé au moment où la larve quittait le plateau de la balance.

Poids le 16 février : 166 mg.

Ainsi, tandis que l'accroissement de poids en 24 heures n'a été avant la mue que de 20 mg., il s'est élevé après la mue à 66 mg. dans un égal laps de temps. Dans cet exemple, il est plus de trois fois plus grand après la mue qu'avant.

On ne saurait donc, en dehors d'un point de vue finaliste, expliquer la mue par la croissance. On ne saurait davantage accepter l'opinion de Pantel (1898) : cet auteur pense que, parmi les causes de la mue, il faut placer « les transformations *spéciales* qui, portant sur le système cuticulaire (externe ou interne) doivent y faire apparaître un organe nouveau, un stigmate par exemple, ou une charpente buccale d'un autre modèle que la charpente actuelle » (p. 39). Que l'apparition de

formations cuticulaires nouvelles soit favorisée par l'exuviation de la cuticule préexistante, qu'elle soit au même titre que cette exuviation le résultat d'une activité physiologique spéciale de l'hypoderme au moment des mues, tant qu'on voudra. Mais c'est là tout ce qu'on peut dire.

Ainsi, d'un point de vue purement déterministe, la mue ne saurait être regardée ni comme une nécessité imposée par la croissance, ni comme un processus destiné à introduire des modifications squelettiques, pas davantage comme « un moyen de défense contre les parasites animaux ou végétaux » (Kunckel d'Herculais, 1899). Où faut-il donc chercher les véritables raisons de ce phénomène ?

Toute interprétation qu'on en voudra donner devra tenir compte des faits histologiques qui ont été constatés au moment des mues dans le tégument des Insectes : chez le Ver à soie, grossissement et multiplication des cellules hypodermiques qui se détachent de la cuticule (Verson, 1893) (1) ; chez le *Thrixion*, déplacement de l'activité chitinogène qui siégeait à la périphérie même de la couche hypodermique et qui se transporte à une certaine profondeur, ce qui délimite une zone protoplasmique intercalaire enclavée entre deux feuillets chitineux, l'un externe, destiné à être rejeté, l'autre interne en voie de formation (Pantel, 1898). Il est certain qu'au moment de la mue l'hypoderme devient le siège d'une activité considérable (multiplication cellulaire, exagération des phénomènes sécrétoires, élimination d'oxalate de chaux et d'acide urique par les glandes de la mue, d'après Verson (1892 et 1911) chez le Ver à soie), et de la sorte le problème de la mue se trouve être un problème de dynamique cellulaire, qui ne pourra se résoudre que par des recherches minutieuses sur les variations chimiques du milieu intérieur au moment des mues et l'étude des influences extérieures auxquelles sont liées ces variations chimiques.

Au point de vue de la physiologie générale de l'Insecte, la chitine peut être regardée comme une substance de déchet, comme un résidu du métabolisme nutritif des Arthropodes. Si la chitine est bien un excretum et si la production de cet excretum est favorisée par une alimentation végétale, comme je

(1) Cité d'après Henneguy (1904, pp. 499 et 500).

crois l'avoir montré précédemment (chap. II), le rejet de cette substance de déchet doit être plus fréquent dans la vie larvaire des Insectes végétariens que dans celle des carnivores. Que nous apprennent là-dessus les observations des entomologistes ? C'est que le nombre des mues, dans les rares cas bien connus, est plus élevé chez les Coléoptères végétariens que chez les carnivores : il y a cinq mues chez les *Meloe*, trois chez *Phytonomus punctatus*, douze chez les *Tenebrio molitor* et *obscurus*, d'après RILEY (cité par PACKARD, 1898, p. 617). Le Dytique, observé par moi-même, doit compter parmi les types où le nombre de mues est le plus faible. Il y aurait grand intérêt à ajouter d'autres observations à celles que je viens de citer, trop peu nombreuses. Et peut-être même l'expérimentation pourrait-elle intervenir pour vérifier à ce sujet l'influence possible d'une alimentation artificiellement variée, sur des Insectes où le nombre des mues a gardé une certaine élasticité, comme par exemple certains Orthoptères (*Periplaneta americana*, d'après MARLAT, cité par HENNEGUY, 1904, p. 497).

Quoi qu'il en soit, considérer l'exuviation de la chitine comme le rejet par l'organisme d'une substance de déchet provenant du métabolisme nutritif, c'est, il me semble, orienter la question dans une voie féconde, débarrassée des conceptions finalistes qui l'obstruaient jusqu'ici ; c'est l'amener sur le terrain chimique, le seul, je crois, où l'on ait chance de lui trouver une solution.

Le problème n'est d'ailleurs pas uniquement limité aux mues larvaires ; il s'étend aux mues qui marquent le début et la fin des phénomènes de métamorphose et il embrasse en général tout ce qui est production de chitine chez la larve, chez la nymphe et chez l'adulte. Dans mon étude sur le Dytique bordé, j'ai cherché à établir comment variait cette production de chitine aux différents stades du développement.

Nous avons vu que lors de sa première mue la larve rejette 1 mg. de chitine ; si nous prenons comme valeur pour le poids de l'animal le nombre de 100 mg. mesuré au moment même de la mue dans l'exemple cité p. 91, nous voyons que le coefficient de chitine est extrêmement faible ; il est égal à 10 environ.

Ce coefficient ne s'élève pas au moment de la deuxième mue,

il paraît même plutôt s'abaisser. La larve rejette à ce moment 3 mg. de chitine ; quant au poids du corps de l'animal, nous pouvons l'obtenir approximativement en interpolant entre les poids constatés à la pesée qui a précédé la mue et à celle qui l'a suivie ; en répétant l'opération pour un grand nombre de larves, on trouve que le poids oscille toujours autour de 450 mg. Le coefficient de chitine est donc égal à $\frac{3 \times 1.000}{450} = 6{,}6$.

Il est plus faible que le précédent. Comme la taille de l'animal seule a varié, on songe tout de suite à attribuer l'abaissement du coefficient à la diminution relative de la surface sécrétante.

Nous trouvons là une nouvelle occasion de vérifier si la quantité de chitine est bien proportionnelle à la surface de l'animal, toutes choses égales d'ailleurs.

Calculons, à l'aide des chiffres trouvés pour p et P, la valeur du rapport $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$, lors des deux mues.

Nous trouvons les valeurs suivantes :

Première mue : 0,046
Deuxième mue : 0,052

L'écart est assez faible, compris dans les limites de la précision des mesures, et on peut regarder le rapport $\frac{p}{P^{\frac{2}{3}}}$ comme constant.

Par conséquent, la quantité de chitine rejetée à chaque mue par la larve est proportionnelle à la surface (1).

(1) Dans leur travail sur *Sphodromantis bioculata* (1912), Przibram et Megusar ont trouvé que le poids de chitine rejeté doublait à chaque mue comme le poids du corps lui-même. Ils admettent donc que la quantité de chitine varie proportionnellement au poids du corps et non pas à sa surface.

L'opposition entre les résultats de ces auteurs et les miens peut tenir à des différences radicales entre les deux types étudiés. La question a besoin d'être reprise sur un grand nombre d'espèces, appartenant à des groupes très divers d'Insectes. C'est ce que j'ai déjà entrepris par des élevages et des mesures qui feront l'objet d'un travail étendu sur ces points spéciaux de l'ontogénie des Insectes. Dans les pages ci-dessus, je ne fais en somme que poser le problème.

Quelle est maintenant la quantité de chitine rejetée lors de la mue nymphale ? Il est extrêmement difficile de recueillir proprement et de peser avec exactitude la dépouille rejetée par la larve quand elle passe à l'état de nymphe ; cette dépouille est en effet fortement souillée de terre et on n'arrive point à la nettoyer complètement. J'ai dû par conséquent mesurer la quantité de chitine qui est rejetée dans la mue nymphale, en sacrifiant une larve arrivée au terme de sa croissance et prête à se nymphoser, et en en préparant la chitine par macération dans le bain de potasse à chaud. La larve pesait 152,7 cg. ; le squelette chitineux avait un poids de 4,9 cg. ; ce qui donne pour le coefficient de chitine une valeur égale à 32, bien supérieure à celle que nous avions trouvée jusqu'à présent. Au moment où la métamorphose est imminente, la larve est plus encroûtée de chitine qu'elle ne l'a jamais été au cours de sa croissance.

Voilà pour la larve. Peut-on constater aussi des variations pendant la vie de l'adulte ? Et, comme nous nous le demandions au début de ce chapitre, la substance chitineuse est-elle une acquisition immuable de l'imago ou bien continue-t-elle à s'accroître, à s'épaissir, pendant l'existence de ce dernier ?

A priori, nous pourrions déjà répondre à cette dernière question par l'affirmative. Tous les histologistes savent que pour faire de bonnes coupes dans les organes chitineux des Insectes, il faut s'adresser à des adultes qui viennent immédiatement de quitter la dépouille nymphale. Mais on n'avait aucune mesure précise de la façon dont se fait l'accroissement en poids de la substance chitineuse ; pour l'établir, j'ai mesuré plusieurs individus à des intervalles de temps variables après la métamorphose. Voici les chiffres que j'ai obtenus pour les coefficients de chitine de trois individus du sexe femelle :

Premier individu (au moment de la sortie de terre) : $c = 21$;

Deuxième individu (15 jours après la sortie de terre) : $c = 42,8$.

Troisième individu (25 jours après la sortie de terre) : $c = 52,3$.

Ces quelques chiffres, que j'aurais voulu pouvoir donner plus nombreux, nous montrent que l'augmentation du poids relatif de chitine se fait rapidement dans les premiers temps de la

vie imaginale, pour atteindre finalement peu à peu la valeur de 57,3, qui représente la valeur moyenne pour 20 Dytiques ♀ pris au hasard dans la nature et qui est dépassée notablement, comme l'ont montré les recherches de variations individuelles, chez nombre d'individus, probablement les plus âgés.

Il nous reste enfin à examiner un fait de la plus haute importance à cause des interprétations diverses qu'il suggère, des rapprochements et des hypothèses qu'il permet. Je veux parler de l'augmentation de poids des Dytiques pendant leur métamorphose.

Ce ne fut pas sans un profond étonnement que pesant, à sa sortie de terre, le premier Dytique qui s'était métamorphosé dans mes caisses d'élevage, je constatai une augmentation notable sur le dernier poids de la larve avant son enfouissement ; l'animal avait passé de 1305 mg. à 1426 mg. : il avait gagné 121 mg. Or il était resté en terre du 4 mars au 18 avril, c'est-à-dire pendant 45 jours où il n'avait consommé aucun aliment, sans cesser pour cela d'être le siège de combustions respiratoires, aussi ralenties qu'on veuille les supposer ; de plus, il avait subi, dans sa logette souterraine, deux mues qui représentent une certaine perte de substance en poids. Une augmentation de 121 mg., au lieu de la diminution que je m'attendais à constater, me parut fort paradoxale.

Aucune hypothèse ne me permettant d'interpréter, par des causes banales, cette augmentation de poids, je crus avoir été victime d'une erreur au cours de mes pesées. Néanmoins j'attendis avec une grande curiosité l'éclosion imaginale du second Dytique.

Quelques jours après, un second individu sortait de terre, où il était resté 50 jours, et accusait encore une augmentation de poids, moins considérable que dans le cas précédent, mais encore notable, de 49 mg. Le fait se confirmait ; sur six Dytiques arrivés à l'état adulte dans de bonnes conditions, quatre, tous du sexe femelle, avaient subi une augmentation de poids (1) ; deux seulement, dont un mâle (le seul ♂ adulte obtenu dans mes élevages), faisaient exception.

(1) Je ne compte pas, dans ce dénombrement, un individu monstrueux,

Je rassemble ces résultats dans le tableau suivant qui indique le numéro d'ordre et le sexe de l'animal, le nombre de jours qu'il a passés sous terre, son poids au moment où il s'est enterré, son nouveau poids après la métamorphose, et la différence entre les deux, marquée par le signe + ou le signe — suivant que c'est un gain ou une perte.

Numéro et sexe	Nombre de jours passés sous terre	Poids avant la métamorphose	Poids après la métamorphose	Différence
2 — ♀	45	1305 mg.	1426 mg.	+ 121 mg.
3 — ♀	50	1372 mg.	1421 mg.	+ 49 mg.
8 — ♂	50	1498 mg.	1186 mg.	— 312 mg.
9 — ♀	54	1395 mg.	1204 mg.	— 191 mg.
19 — ♀	48	1348 mg.	1428 mg.	+ 80 mg.
20 — ♀	53	1325 mg.	1466 mg.	+ 141 mg.

On remarquera, pour les n°s 2, 3, 19 et 20, combien aux moments semblables de l'évolution, les poids sont peu différents d'un individu à l'autre. Pour trois de ces individus notamment, au début de la vie adulte, le poids est le même à quelques millièmes près (n°s 2, 3 et 19).

En raison de cette similitude des poids entre les quatre individus cités, il paraît assez légitime de considérer ce petit

tout déformé et de taille misérable, arrivé à peine vivant à l'état d'imago, ni un autre, normalement constitué, mais que j'ai trouvé mort dans sa logette souterraine.

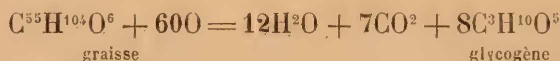
Je regrette vivement de n'avoir pu, faute de place, faire métamorphoser en plus grand nombre les larves; il eût été extrêmement intéressant de voir si la règle de l'augmentation de poids se vérifiait avec une grande fréquence.

groupe comme représentant la règle normale et typique pour le changement de poids chez les ♀ pendant la métamorphose. Dans cette hypothèse, le n° 9 serait alors un cas exceptionnel, aberrant. Quant au sexe ♂ qui pourrait fort bien ne pas obéir à la même loi que les ♀, en raison des différences sexuelles dans le métabolisme nutritif, il est difficile de se prononcer puisqu'il n'y a eu qu'un seul individu observé.

Que ce soit, ou non, la règle générale pendant la métamorphose des Dytiques, l'augmentation de poids est un fait bien constaté dans mes élevages, un fait très curieux, d'allure paradoxale, et il faut bien lui trouver un sens, une interprétation hypothétique, qui nous mette sur la voie de recherches capables de nous amener à toucher du doigt son mécanisme réel.

Dans une première hypothèse nous pouvons rapprocher le fait en question du *phénomène de* BOUCHARD.

BOUCHARD (1898 et 1900) a montré « que des personnes ne recevant d'autres ingesta que les gaz atmosphériques, et n'éliminant que les matières de la respiration cutanée et de l'exhalation pulmonaire, peuvent présenter des augmentations de poids atteignant 10 gr., 20 gr. et même 40 gr. dans l'espace d'une heure ». Il est évident, pour des raisons développées par l'auteur, que de telles augmentations « ne peuvent être rapportées qu'à une fixation de l'oxygène par l'organisme » ; pour BOUCHARD, elles sont dues certainement à une oxydation incomplète de la graisse, aboutissant à la formation de glycogène, d'après la formule suivante :



$$\underset{\text{graisse}}{C^{55}H^{104}O^{6}} + 60O = 12H^{2}O + 7CO^{2} + \underset{\text{glycogène}}{8C^{6}H^{10}O^{5}}$$

« ce qui en poids s'exprimerait ainsi :

860 de graisse avec 960 d'oxygène donnent 216 d'eau, 308 d'acide carbonique et 1.296 de glycogène. Le glycogène et l'eau restent, l'acide carbonique s'élimine, l'augmentation de poids est considérable. Pour 1 gramme de graisse oxydée complètement, la variation de poids est + 0,758 ».

Les faits observés et interprétés par BOUCHARD ne sont pas isolés. On en connaît depuis longtemps d'analogues, en particulier chez les animaux hibernants. A la suite de SACC et de VALENTIN, RAPHAEL DUBOIS (1896) a constaté chez la Marmotte,

pendant le sommeil hivernal, de légères augmentations de poids. Là aussi on peut les interpréter par une fixation d'oxygène, corrélative d'une transformation de graisse en glycogène : on sait en effet que la Marmotte forme dans ses tissus une grande quantité de graisse avant le sommeil hivernal et qu'au contraire le glycogène, comme l'a montré Cl. Bernard, s'accumule dans le foie, pendant la torpeur, à mesure que la graisse disparaît. Il est clair que s'il en est ainsi le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O^2}$ doit s'abaisser : c'est ce qu'avaient déjà constaté Regnault et Reiset (1849), et ce qu'ont vérifié ensuite de nombreux observateurs, Voit, Marès, R. Dubois. La valeur du quotient $\frac{CO^2}{O^2}$ chez la Marmotte tombe à 0,5.

Y a-t-il dans le métabolisme chimique des Insectes pendant la métamorphose des faits analogues nous permettant d'adopter l'interprétation de Bouchard pour l'augmentation de poids des nymphes de Dytiques ?

Bataillon (1893) a montré qu'au début de la métamorphose le Ver à soie se transformait « en un véritable sac à glycogène ». « L'accumulation (du glycogène) à ce moment, dit-il, est sans rapport (au moins sans rapport direct) avec l'alimentation, puisqu'on le constate alors que le ver est vidé et ne mange plus, puisqu'en quatre jours, la larve, aux dépens de sa propre substance, fait plus que doubler sa réserve en glycogène » (p. 39). Ce glycogène est utilisé pendant la transformation sous forme de sucre, qui faisait totalement défaut pendant la vie du Ver et qu'on voit apparaître déjà au moment où le glycogène s'accumule rapidement. Bataillon se demande s'il ne faut pas chercher dans les produits de l'histolyse commençante « l'origine de ce glycogène qui s'accumule en dehors de toute alimentation ». Quoi qu'il en soit, l'auteur constate également, au début de la métamorphose, une baisse considérable, déjà signalée par Paul Bert, dans la quantité d'acide éliminé, et la chute du rapport $\frac{CO^2}{O^2}$. Pour lui, il y a eu accumulation de l'acide carbonique dans le milieu intérieur (« *état asphyxique* »).

Les faits essentiels qui plaident ici en faveur de l'interprétation de Bouchard, à savoir l'abaissement du quotient respira-

toire et l'accumulation concomitante de glycogène et de glucose dans le corps de l'animal, ont été confirmés chez le Ver à soie par Dubois et Couvreur (1901), puis par Vaney et Maignon (1906). La consommation des réserves de graisse pendant la nymphose, constatée par ces auteurs, jointe aux faits précédents, indique une transformation de la graisse en hydrates de carbone avec fixation intense d'oxygène.

Que ce soit par une telle fixation d'oxygène que l'on doive interpréter, à l'exclusion de toute autre explication, l'augmentation de poids des nymphes de Dytiques, c'est ce que l'on ne peut décider encore avant qu'une étude minutieuse des échanges gazeux et du métabolisme chimique nous ait exactement renseignés sur les transformations de substances dont ces animaux sont le siège pendant la métamorphose. C'est là une séduisante étude que je compte poursuivre pour le cas particulier du Dytique. Mais je dois indiquer tout de suite la deuxième hypothèse que nous fournissent les travaux remarquables de la comtesse de Linden (1).

En 1905, la savante lépidoptérologiste de Bonn annonçait « que les chrysalides de Lépidoptères *(Vanessa)* supportaient facilement un séjour dans une atmosphère d'acide carbonique même concentrée, qu'elles y perdaient moins de leur poids que sous les conditions normales, *qu'elles devenaient même plus lourdes*, tandis que l'acide carbonique diminuait de volume. »

Une étude minutieuse des échanges respiratoires montra à l'auteur que les pupes étaient capables d'absorber de l'acide carbonique et de rejeter de l'oxygène, qu'en un mot elles paraissaient douées d'un pouvoir assimilateur analogue à celui des plantes à chlorophylle. L'augmentation de poids des chrysalides, maintenues dans une atmosphère riche en CO^2, ne fait

(1) On trouvera dans mon index bibliographique, l'indication des travaux échelonnés de 1905 à 1912, auxquels je fais allusion ici. Toutes ces recherches et leurs résultats ont été rassemblés par l'auteur dans la publication suivante : « Die Assimilationstätigkeit bei Schmetterlingspuppen, Leipzig, 1912 ». La comtesse de Linden, à qui j'avais fait part de l'augmentation de poids de mes nymphes de Dytiques, a bien voulu me faire parvenir cette dernière publication d'ensemble, en l'accompagnant de précieuses communications personnelles. Je suis heureux de lui renouveler ici l'expression de ma bien vive reconnaissance.

que traduire une transformation de substance organique que décèle l'analyse chimique.

Cet enrichissement en matériel organique est un fait très important, qui ne peut s'interpréter que par un emprunt de C à l'acide carbonique de l'air, puisqu'il n'y a aucune consommation d'aliments. La comtesse DE LINDEN fait remarquer que, d'après les recherches de ses prédécesseurs sur le Ver à soie (DUBOIS et COUVREUR, VANEY et MAIGNON), l'addition des quantités de C éliminées par la respiration durant la vie nymphale et des quantités contenues dans le matériel organique du corps à la fin de la nymphose fournit un total plus élevé que la quantité de C contenue dans le corps de la nymphe au premier jour de son existence. Il faut donc bien admettre « dass Schmetterlingspuppen auch unter normalen Verhæltnissen Kolhenstoff aus der Luft assimilieren ».

L'enrichissement du corps de la nymphe en substances carbonées ne se traduit pas toujours par un gain absolu, positif, se marquant par une augmentation de poids du corps ; c'est qu'en effet les combustions respiratoires, phénomène antagoniste, peuvent déterminer une perte de C plus grande que le gain par assimilation : on observe alors, et c'est le cas général, une perte de poids que beaucoup d'auteurs ont constatée et mesurée (BLASIUS, 1866 ; URECH, 1850 ; LUCIANI et TARULLI, 1895 ; FARKAS, 1903 ; KELLOGG et BELL, 1904). Si au contraire les conditions de milieu permettent une riche assimilation de C, celle-ci compense, et au delà, les combustions respiratoires et le corps augmente de poids ; c'est ce qui arrive pour les nymphes qu'on fait vivre dans une atmosphère enrichie en gaz carbonique. C'est peut-être l'inégale aptitude des logettes à conserver le milieu riche en CO^2 qui fait les deux exceptions que j'ai rencontrées.

Voilà donc un fait de la plus haute importance : les Insectes, dans certaines circonstances de leur développement, sont capables, comme les plantes, d'assimiler le C de l'atmosphère. Les recherches magistrales de la comtesse DE LINDEN l'ont établi de façon certaine pour les pupes de Lépidoptères. On sait aussi que la même propriété d'assimilation a été reconnue par BOHN (1898, 1908, 1911) chez les Crustacés décapodes, les Actinies et les Etoiles de mer, en l'absence de tout organisme chlorophyl-

lien symbiotique. Avant toutes recherches chimiques entreprises sur les nymphes de Dytiques, il me paraît légitime de faire appel à l'hypothèse d'une telle assimilation, pour expliquer l'augmentation de poids que j'ai constatée chez ces animaux. La comtesse DE LINDEN a montré que, parmi les conditions adjuvantes favorisant l'absorption de l'acide carbonique, il fallait mettre en première ligne l'humidité du milieu : c'est une condition qui s'est trouvée constamment réalisée pour mes nymphes de Dytiques, qui, dans mes caisses d'élevage, étaient enterrées dans un sol très humide, et c'est également ce qui se trouve réalisé dans la nature, les larves de Dytiques creusant leur habitat nymphal sur le bord vaseux des étangs.

L'hypothèse qui consiste à regarder l'assimilation du C comme un phénomène d'une grande généralité chez les Insectes n'est pas seulement propre à rendre compte de l'augmentation de poids constatée par moi chez les nymphes de Dytiques. Elle nous permet peut-être aussi d'entrevoir les raisons profondes de la production de la chitine. Mais ce sont là considérations générales qui trouveront mieux leur place dans le chapitre synthétique prochain.

CHAPITRE VI

RÉSULTATS GÉNÉRAUX ET CONCLUSIONS

CLAUDE BERNARD paraît ne s'être pas rendu compte des services que pouvaient rendre en biologie les méthodes biométriques, ni avoir pressenti le développement que ces méthodes devaient prendre dans l'étude des phénomènes de la vie à la fin du XIXe siècle. On rencontre en effet, dans un de ses plus beaux livres, l'objection suivante :

« Les moyennes de la statistique ont moins de valeur en physiologie qu'ailleurs, à cause de la variété des conditions des êtres vivants. A chaque condition nouvelle correspond une expression nouvelle, et la statistique, qui additionne et traite arithmétiquement ces nombres sans tenir compte des conditions, ne peut fournir que des résultats sans grande signification » (1).

J'ai déjà exposé (avant-propos, p. 7) avec quelle prudence il était nécessaire, en effet, dans toute étude statistique portant sur telle ou telle qualité des organismes, de relever les cas et de procéder aux mesures pour que les résultats fournis par ces dernières fussent comparables entre eux et pussent *être traités arithmétiquement*. Mais une fois certaines précautions prises, les nombres à l'aide desquels on a exprimé telle qualité physiologique ou morphologique, variable avec les conditions de l'existence, sont précisément les données les plus propres à nous avertir de la variété de ces conditions et du rôle que joue chacune d'elles. Loin donc de négliger la considération des cir-

(1) CL. BERNARD : *La chaleur animale*, 1876, p. 13.

constances internes ou externes où se trouvent les êtres vivants, le biologiste n'entreprendra le plus souvent de longues séries de mesures, sur le plus grand nombre de cas possible, qu'en vue de s'éclairer sur ces circonstances et sur leur influence. Dans cet esprit dynamique, avec cette tendance expérimentale, l'emploi des méthodes statistiques est extrêmement fécond. En fait, le physiologiste comme le morphologiste y font aujourd'hui très souvent appel ; et en 1905, Giard, étudiant les tendances modernes des sciences biologiques, pouvait écrire ces lignes : « Les lois naturelles de l'évolution paraissent entrer dans le mouvement qui se manifeste depuis quelque temps pour les lois physiques. Elles prennent de plus en plus le caractère de lois statistiques » (1).

C'est précisément à une étude statistique que j'ai eu recours pour analyser les divers facteurs qui règlent et déterminent la production plus ou moins grande de chitine chez l'Insecte, essayant d'arriver par là à une hypothèse vraisemblable sur l'origine de cette sécrétion si particulière aux Arthropodes. M'adressant aux Coléoptères qui m'ont paru être les plus chitinisés de tous les Insectes, j'ai effectué sur les divers types de cet ordre une série de très nombreuses mesures dont les résultats doivent être maintenant résumés et synthétisés. L'ordre de mes recherches m'a conduit du général au particulier, de l'espèce à l'individu ; je remonterai ici du particulier au général, commençant par examiner les faits relatifs à la production de la chitine chez l'individu.

Quand on mesure le coefficient de chitine chez un grand nombre d'individus adultes d'une même espèce, on constate de très importantes différences individuelles, même pour des Insectes pris dans des conditions aussi identiques que possible ; la seule explication admissible en est la suivante : la carapace chitineuse s'accroît pendant la vie imaginale et c'est la différence d'âge, de maturité des imagos, qui crée les différences dans la quantité relative de chitine.

(1) A. Giard : Les tendances actuelles de la morphologie et ses rapports avec les autres sciences (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, XXXIX, 1905, p. 455-486 ; — réimprimé dans : Giard : *Œuvres diverses*, I. *Biologie générale*, 1911, p. 176.

J'ai vérifié directement cette explication sur des Dytiques que j'ai fait métamorphoser sous mes yeux au laboratoire : la quantité de chitine, très faible au moment de l'éclosion imaginale, s'accroît rapidement pendant les premiers temps de la vie adulte et finit par atteindre un taux élevé chez l'animal arrivé à un âge avancé. Notons donc cet important résultat : l'Insecte ne cesse, sa vie durant, de sécréter de la chitine ; cette production ininterrompue aboutit à un encroûtement du corps de plus en plus accentué, dont le summum correspond à la sénescence de l'animal.

Je ne pouvais entreprendre de telles observations sur l'adulte, sans jeter un coup d'œil sur les phénomènes dont sa larve est le siège. Celle-ci produit aussi de la chitine, mais infiniment moins que l'adulte, et d'ailleurs la rejette périodiquement par les mues. A la suite de mesures minutieuses effectuées sur la larve au moment même des mues, j'ai été amené à repousser l'interprétation qu'on donne habituellement de ce phénomène et j'ai montré qu'en invoquant, pour l'expliquer, la croissance larvaire, on s'en tenait à une conception finaliste inadmissible et on négligeait l'examen précis des faits en question. Le rejet de la cuticule résulte d'un mécanisme histo-physiologique et le fait qu'il se réalise au même moment sur toutes les surfaces chitinogènes du corps montre qu'il est lié à un état physiologique spécial de l'organisme, véritable crise, dont la nature ne s'éclaircira à mon sens que par l'étude chimique du milieu intérieur au moment des mues. Telle est la façon nouvelle dont je pose la question, après l'avoir dégagée des considérations qui empêchaient de l'apercevoir clairement.

Par une vue excessivement schématique, on se représentait la croissance larvaire des Insectes holométaboliques comme tout à fait discontinue, s'effectuant seulement au moment des mues, pour cesser complètement dans leur intervalle. Par l'exemple du Dytique, j'ai fait voir que les mues n'introduisaient dans la courbe de croissance que des discontinuités presque insignifiantes. La sécrétion de la chitine est trop peu importante chez la larve, pour que la cuticule formée puisse s'opposer à l'extension du corps en volume. L'encroûtement chitineux de l'organisme larvaire est relativement faible ; mais il devient plus considérable au moment où la croissance de la larve s'arrête et où l'animal approche de la crise de la métamorphose.

Puisque la quantité de chitine du corps d'un Insecte adulte dépend essentiellement, toutes choses égales d'ailleurs, de la maturité imaginale, il est clair que, pour obtenir avec précision la valeur moyenne du poids de chitine d'une espèce, nous devrons faire porter nos mesures sur un nombre suffisamment élevé d'individus. Je me suis toujours efforcé de me conformer à cette règle, et c'est par l'étude de nombres déterminés avec une suffisante exactitude que je suis arrivé aux résultats suivants :

Tout d'abord la comparaison d'espèces soumises aux mêmes conditions extérieures, mais différant par la taille, m'a montré que les petites espèces produisaient relativement plus de chitine que les espèces de grande taille, la quantité de chitine sécrétée étant proportionnelle à l'étendue de la surface du corps. La même constatation paraît pouvoir être faite sur les quantités de chitine rejetées par la larve du Dytique dans les deux mues qu'elle subit ; lors de la première mue, les larves, de taille moindre, mais ayant une surface relativement plus grande, rejettent relativement plus de chitine qu'à la seconde mue : là encore, autant que me permettait de m'en rendre compte la précision de mes mesures, le poids de chitine paraît être proportionnel à la surface de l'animal.

Or la chitine est un produit de surface et, de cette simple constatation, nous pourrions nous satisfaire, si nous ne remarquions point qu'elle ne constitue nullement une explication, car rien ne s'opposerait logiquement à ce que, placées dans des conditions identiques, les espèces sécrètent la même quantité de chitine par rapport à leur poids. Pour comprendre cette proportionnalité entre la quantité de chitine sécrétée et l'étendue de la surface, pour nous expliquer, si l'on préfère, la constance de l'épaisseur de la chitine, j'ai proposé deux hypothèses qui ne s'excluent point l'une l'autre :

La première nous est suggérée par ce principe fécond que les phénomènes d'auto-intoxication, dépendant des agents externes, sont les facteurs les plus actifs limitant la croissance animale et par suite déterminant la taille des individus ou des espèces. Si deux espèces, très voisines par la plupart des caractères, soumises aux mêmes conditions environnantes, diffèrent par la taille, c'est que, en vertu des différences de patrimoine héréditaire qui

les séparent, les phénomènes d'auto-intoxication surviennent pour l'une plus tôt que pour l'autre. On peut admettre que d'une part l'arrêt d'accroissement, entraînant pour l'animal la possession d'une plus grande surface relative, et d'autre part la surproduction de chitine, sont les deux résultats connexes d'une auto-intoxication plus accusée, plus tôt manifestée. Dès lors, il n'y a plus rien d'étonnant à ce que ces deux résultats, tenant à une même cause, varient toujours d'une façon correspondante et dans le même sens, de telle sorte que leur rapport, celui de la quantité de chitine à la surface du corps, reste constant. Admettre une telle hypothèse, c'est considérer la chitine comme une matière de déchet, comme un excrétum, dont la proportion plus ou moins élevée trahirait, dans une certaine mesure, le degré d'intoxication. Une telle opinion se renforce singulièrement de ce fait précédemment signalé qu'au cours du développement ontogénique de l'Insecte la chitine, d'importance très subordonnée dans la vie larvaire où s'effectue activement la croissance, devient très abondante chez l'adulte dont les tissus ont perdu presque tout pouvoir de croissance et de différenciation, et finit par encroûter tout l'organisme arrivé au terme de sa vie imaginale.

Une telle explication ne saurait évidemment convenir pour rendre compte de la constance de l'épaisseur de chitine chez la larve. Ici s'impose une deuxième hypothèse également applicable, avec la précédente, aux espèces homomorphes différant par la taille. La constance de l'épaisseur de chitine, chez des animaux soumis aux mêmes facteurs externes, ne saurait surprendre que si l'on refuse à ces facteurs toute influence sur la production de la chitine, et toute influence s'exerçant sur l'animal par sa surface, proportionnellement à sa surface. Or, si les facteurs cosmiques, pression atmosphérique, rayonnement extérieur, état hygrométrique, ont réellement une répercussion sur cette fonction physiologique de l'Insecte, la sécrétion de la chitine, comment supposer que leur action ne soit pas proportionnelle à la surface du corps de l'animal, puisque c'est par sa surface que ce dernier est en contact avec le milieu extérieur, qu'il éprouve l'action des influences environnantes. Dès lors si une surface relativement plus étendue permet une action plus énergique des facteurs cosmiques sur l'animal, elle sert en même

temps à éliminer une plus grande quantité de l'excrétum, dont l'élaboration accrue résulte de l'influence même du milieu.

Cette influence est-elle réelle ? Dans quel sens s'exerce-t-elle ? Jusqu'à quel point peut-on la reconnaître ? Telles sont les questions auxquelles nous sommes enfin parvenus.

C'est une méthode propre à toute une école biologique, que de chercher toujours en dernière analyse dans les influences du milieu, extérieures à l'être vivant, la raison des phénomènes dont celui-ci est le siège. En ce qui concerne la production de la chitine chez l'Insecte, j'étais d'autant plus naturellement amené à le faire, que je considérais cette substance comme un déchet accumulé par le fonctionnement même de la vie chez l'Insecte adulte. Si cette vue est légitime, et j'ai indiqué dans les pages précédentes les faits qui semblent la confirmer, il est clair que sa production reste subordonnée à toutes les causes qui peuvent avoir une répercussion sur le métabolisme de la nutrition.

Malheureusement, pour beaucoup des facteurs externes dont l'influence se fait sentir sur la nutrition animale, on ne peut songer à une mesure exacte, ni même à une estimation approximative de la façon dont ils exercent leur action dans la nature sur les diverses espèces. C'est le cas pour tous ces facteurs cosmiques (chaleur, luminosité, humidité) qui constituent ce qu'on nomme le climat. Il est donc très difficile de démontrer leur rôle, à moins d'entreprendre des expériences spéciales, relatives à chacun d'eux ; c'est la raison pour laquelle je ne les ai point envisagés au cours des chapitres précédents.

Que de tels facteurs agissent sur le métabolisme de l'animal, modifient ses échanges, aient une répercussion sur la formation de ses réserves et de ses excreta, c'est ce qui ne fait de doute pour aucun physiologiste. Lacaze-Duthiers et Riche (1853) ont montré autrefois que les larves des Hyménoptères gallicoles et de tous les Insectes qui vivent à l'obscurité sont celles qui ont le corps graisseux le plus développé. Peut-on constater pour la production de la chitine des faits analogues ?

Je crois pouvoir avancer qu'un climat chaud, lumineux et sec, entraîne la sécrétion d'une plus grande quantité de chitine. Outre que les espèces exotiques méridionales se font remar-

quer très souvent par l'épaisseur de leur carapace chitineuse, on peut noter la même particularité chez toutes les espèces de notre pays dont la vie adulte se passe en plein soleil, sur les buissons ou les fleurs : tel est le cas des Cétoniens (*Cetonia*, *Trichius*) et des Buprestides ; on verra par les chiffres que j'ai donnés, que les premiers ont un coefficient de chitine très élevé ; quant aux seconds, si leur rareté ne m'a point permis de les étudier, tous les entomologistes savent combien épaisse et résistante est leur enveloppe chitineuse.

La vie dans un milieu sec paraît avoir un effet très net pour augmenter la proportion de chitine. On peut dire qu'en général les espèces aquatiques ou fréquentant les endroits humides, les bords des mares, ont, toutes choses égales d'ailleurs, relativement moins de chitine que les espèces des lieux secs. Je n'en citerai pour exemple que la comparaison entre deux espèces à peu près identiques comme forme, et de même régime alimentaire, *Cicindela campestris* et *Elaphrus cupreus* ; en raison de leur grande différence de taille, j'avais pensé à vérifier si chez elles la quantité de chitine est bien proportionnelle à la surface du corps ; c'était oublier que *Cicindela campestris* vit sur les pelouses ensoleillées, dans les clairières sèches des forêts, et qu'*Elaphrus cupreus*, au contraire, ne se rencontre que sur le terreau humide du bord des étangs ; je constatais que cette dernière espèce avait une épaisseur de chitine beaucoup plus faible que *Cicindela campestris*.

Quelques faits isolés de ce genre, suffisamment précis, ainsi que bien des observations moins nettement formulables, m'ont conduit à penser que la lumière, la sécheresse, et sans doute aussi la chaleur, favorisaient la production de la chitine. Si je n'ai point fait à propos de ces facteurs une étude systématique, c'est uniquement, je le répète, à cause de l'impossibilité de préciser pour quelle part exacte ces facteurs entrent dans les conditions de vie des divers Coléoptères.

Il n'en va point de même en ce qui concerne l'alimentation de ces Insectes, et pour la plupart de nos espèces indigènes, l'entomologiste possède des données certaines, qui ne sont évidemment pas susceptibles d'être exprimées par les valeurs d'une échelle mathématique, mais qui permettent en gros de

définir chez les Coléoptères des types différents de régime alimentaire. C'est en utilisant ces données que j'ai pu étudier la production de la chitine en fonction de la nature du régime.

Je crois avoir montré très nettement que l'adaptation au régime végétarien se manifeste par une surproduction de matière chitineuse.

Pour comprendre ce fait, il est indispensable de nous rappeler la nature chimique de la chitine, sa parenté avec la cellulose, sa découverte dans la membrane cellulaire de certains végétaux (les Champignons). Mais encore ne faut-il point que ce rapprochement nous induise en une explication trop facile et trop simple.

En 1846, Löwig et Kölliker crurent ne point pouvoir expliquer l'existence de la tunicine chez les Tuniciers, autrement que par une consommation de cellulose : « ce fait, disaient-ils, serait on ne peut plus énigmatique, si, comme on l'admet généralement, les Tuniciers se nourrissaient d'infusoires et autres animalcules; mais la nourriture des Tuniciers ne se borne pas aux substances animales, elle consiste aussi dans des organismes végétaux » (1). Dirons-nous également que c'est à l'aide de la cellulose qu'ils consomment que les Coléoptères végétariens forment la chitine qu'ils sécrètent en excès ? Et cette substance serait-elle ainsi chez eux, suivant l'expression de Berlese, une simple « cellulose azotée » ?

A cette hypothèse Cl. Bernard fournit la réponse : « Cette sorte d'économie qu'il y aurait à utiliser la substance déjà formée, et qui nous vient à l'esprit, la nature ne la connaît pas. Elle ne profite point de la besogne toute faite, comme si c'était autant de gagné » (2). Et Lamarck de son côté : « En vain prétend-on que les corps vivants trouvent dans les substances alimentaires dont ils se nourrissent, les matières toutes formées qui servent à composer leur corps, leurs solides et leurs fluides de toutes les sortes ; ils ne rencontrent dans ces substances alimentaires que les matériaux propres à former les

(1) Löwig et Kölliker : De la composition et de la structure des enveloppes des Tuniciers (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 3e série, t. V, 1846, p. 193-238).

(2) Claude Bernard : *Leçons sur les phénomènes de la vie*, Paris, p. 142.

combinaisons que je viens de citer, et non ces combinaisons elles-mêmes » (1).

De même que la cellulose est un produit de la décomposition des albuminoïdes végétaux, que son élaboration « va de front avec la diminution de la quantité des albuminoïdes et la formation des produits azotés de leur décomposition » (2), de même la chitine est un des termes ultimes de la désintégration des albuminoïdes de l'Insecte. Puisque ces deux substances ont une grande parenté chimique, bien qu'élaborées respectivement par des groupes d'êtres aussi différents que les Arthropodes et les végétaux, on peut dire que ceux-ci et ceux-là, en ce qui concerne la production des déchets de leur métabolisme, ont un mode de sécrétion chimique presque identique.

Par là on peut comprendre que les Coléoptères végétariens, empruntant aux végétaux les matériaux dont ces derniers font de la cellulose (et certains même — les Champignons — de la chitine), puissent produire en plus grande abondance l'excrétum de nature très voisine, qui est un des termes ultimes de leur métabolisme d'Insectes La production de la chitine est favorisée par une alimentation végétarienne, comme celle de la kératine, excrétion azotée des Vertébrés supérieurs, est augmentée par le régime carnivore, riche en azote.

La sécrétion de corps chimiques aussi voisins que la cellulose et la chitine dénote dans les processus de nutrition des plantes et des Arthropodes des analogies certaines. Je suis très tenté de chercher l'origine de ces analogies, par suite aussi l'origine profonde de la production de la chitine, dans le fait si curieux découvert et étudié en détail par la comtesse de Linden, l'assimilation de l'acide carbonique par les nymphes d'Insectes. Sans avoir fait de recherches spéciales sur la réalité de ce phénomène chez les Coléoptères, j'ai constaté que les nymphes de Dytiques accusaient une augmentation de poids pendant la métamorphose et j'ai cru pouvoir appliquer à cette augmentation l'explication déjà démontrée exacte pour les Papillons.

(1) Lamarck : *Philosophie zoologique,* Paris, nouv. édit., 1830, vol. I, introduction de la 2e partie, p. 376.

(2) Palladine : *Physiologie des plantes,* trad. franç. Paris, 1902, p. 141.

Quel peut bien être, chez les Insectes, le mécanisme d'un phénomène physiologique que l'on a cru longtemps le fait exclusif des plantes à chlorophylle? Doit-il être attribué à l'activité des tissus mêmes de l'animal ou à celle d'organismes symbiotiques? Enfin l'assimilation du carbone est-elle un fait très général chez les Arthropodes; est-elle limitée à certaines périodes de leur vie, telle que la période de métamorphose chez les Insectes, ou bien s'accomplit-elle sans interruption d'un bout à l'autre de leur existence?

Ce sont là des questions pour la solution desquelles, malheureusement, on ne possède encore aucune donnée. La comtesse DE LINDEN pense que le rôle principal dans le phénomène de l'assimilation chez les pupes de Vanesses doit peut-être bien être attribué à des microbes contenus dans le tube digestif ou dans les cellules du corps adipeux. « J'ai trouvé, m'écrit-elle, que le tube digestif des chrysalides de Vanesses représente une culture d'un *Streptococcus* qui forme de courtes chaînes. Au cours de la métamorphose, le bacille, ou plutôt le *coccus*, perce les parois du tube digestif et s'introduit dans le corps adipeux où on retrouve les microbes en partie englobés dans les cellules. J'ignore quelle fonction revient à ce *coccus*, mais il existe dans chaque individu en si grande quantité qu'il me semble tout à fait invraisemblable qu'il soit dépourvu de fonction » (1).

Comme on le voit, bien des obscurités règnent encore sur l'assimilation du C par les Insectes et on peut dire que le fait lui-même est seul bien établi par les travaux de la comtesse DE LINDEN. Sous la réserve des découvertes à venir qui nous renseigneront sur la généralité et l'importance du phénomène chez les Arthropodes, on peut, sa réalité ne faisant plus doute, chercher à comprendre par lui la parenté de nature des produits catagénétiques respectivement sécrétés par les Insectes et par les plantes.

De même que le végétal, comme conséquence d'une riche alimentation carbonée assurée par l'assimilation chlorophyllienne, produit, non point immédiatement, mais à la suite des phénomènes complexes de la nutrition, une substance hydrocarbonée, la cellulose, qui s'accumule et finit par amener un

(1) Communication personnelle de l'auteur.

véritable encroûtement du corps de la plante, de même l'Insecte, capable aussi, par quelque mécanisme que ce soit, d'assimiler l'acide carbonique de l'atmosphère, est conduit par cela même à sécréter une substance de déchet, la chitine, chimiquement voisine de la cellulose et qui joue aussi le rôle de substance de soutien, encroûtant plus ou moins fortement l'organisme.

Tel est le rapprochement que je propose. Certes, il est encore bien fragile, à cause de l'insuffisance de nos connaissances sur les processus chimiques qui aboutissent à la formation de la chitine et de la cellulose, et sur l'importance véritable de l'assimilation carbonée dans la nutrition des Insectes. Mais il se fortifiera peut-être un jour par de nouvelles découvertes et formera alors la base d'un chapitre inédit de la Physiologie comparée, auquel on pourra donner ce titre : « Les liens de parenté physiologiques et chimiques des végétaux et des Arthropodes ».

DEUXIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE DU TUBE DIGESTIF

CHAPITRE PREMIER. — Travaux antérieurs sur le tube digestif des Coléoptères.

CHAPITRE II. — Les variations de longueur du tube digestif chez les Coléoptères.

CHAPITRE III. — L'intestin antérieur.

CHAPITRE IV. — L'intestin moyen.

CHAPITRE V. — L'intestin postérieur.

CHAPITRE VI. — Essai d'interprétation dynamique de quelques caractères du tube digestif.

CHAPITRE PREMIER

TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR LE TUBE DIGESTIF DES COLÉOPTÈRES

Les mémoires assez nombreux publiés jusqu'à ce jour sur le tube digestif des Coléoptères ont un caractère tout à fait fragmentaire, parfois purement monographique. Ici l'auteur s'est borné à une étude exclusivement descriptive des organes digestifs d'une espèce déterminée, soumise à son scalpel ou à son microscope. Là, il n'a vu dans l'intestin moyen de l'Insecte qu'un objet se prêtant merveilleusement à la recherche des processus de la sécrétion et de la régénération épithéliales et il a laissé complètement de côté la constitution et la structure des intestins antérieur et postérieur. Les descriptions anatomiques de L. Dufour qui portent sur une abondance de matériaux considérable et qui, dit Sirodot, « resteront comme la base de la splanchnologie des Insectes » ne permettent point de suivre, au milieu de la variété des types, les modifications dé l'intestin ; l'auteur lui-même avoue qu'il ne s'est pas cru « autorisé à exposer, *d'une manière générale et comparative*, les traits anatomiques » que lui révélaient ses nombreuses dissections et qu'il nous a présentés d'une façon purement statique. Le seul essai de synthèse dynamique, celui de Gorka, sur lequel je reviendrai tout à l'heure, n'est qu'un simple compte-rendu de recherches.

Il y a donc là, dans la littérature scientifique, une lacune que j'ai voulu essayer de combler. Usant des matériaux anatomiques et histologiques accumulés par les travaux de mes devanciers, y ajoutant de nouveaux faits par mes recherches

personnelles, j'ai tenté de faire la synthèse comparative devant laquelle L. DUFOUR avait reculé en 1824. J'ai essayé de lui donner une tournure dynamique, sans laquelle les descriptions pures deviennent rapidement fastidieuses, car on se lasse plus vite d'observer que de comprendre. J'ai tâché d'expliquer en partie les variations des organes digestifs chez les Coléoptères par l'alimentation de ces Insectes et les circonstances de leur vie adulte. Un tel essai ne peut être encore qu'une ébauche. C'est que le déterminisme de l'organisation des Insectes métaboliques est particulièrement complexe. A mesure que j'avançais dans mon étude, je me rendais mieux compte que pour bien comprendre cette organisation il ne suffit pas de considérer les influences qui agissent sur l'imago. Il faut remonter jusqu'à la larve et chercher peut-être le nœud du problème dans la crise de la métabolie, qui n'est connue encore que par des côtés asez restreints. Au moins le présent travail m'a-t-il permis de me faire une idée exacte des questions à résoudre et de l'orientation dans laquelle désormais la recherche demande à être conduite.

N'attachant point à mes observations propres plus d'importance qu'à celle de mes prédécesseurs, je dois d'abord rendre compte de leurs travaux. A l'exposé bibliographique de ces derniers, le présent chapitre est acquis tout entier.

Il y a à peu près un siècle que RAMDOHR (1811) et MARCEL DE SERRES (1813) donnèrent, pour d'assez nombreuses espèces de Coléoptères, des descriptions du canal intestinal. Sans nous arrêter plus longtemps à ces deux auteurs, nous rencontrons quelques années plus tard L. DUFOUR : à ce patient anatomiste on doit une importante série de minutieuses recherches. « Pour apprécier le mérite de ses travaux, dit un entomologiste venu après lui, il faut avoir essayé de marcher à sa suite ».

Dans une série de mémoires parus à partir de 1824 sur l'organisation des Insectes, L. DUFOUR a donné une description de l'appareil digestif des Coléoptères, se rapportant à de très nombreuses espèces des diverses familles. Cet ensemble de mémoires est le premier recueil important de documents anatomiques sur le tube digestif des Insectes de cet ordre et il est

resté jusqu'à nos jours fort précieux à cause de l'abondance des types décrits et de la richesse de l'illustration. Après avoir exposé en détails ce qui concerne les Carabiques, chez qui le tube digestif atteint son maximum de complication, l'auteur, à propos des espèces qu'il étudie ensuite dans les divers groupes, signale toutes les « différences de configuration, de nombre ou de structure observées ». La longueur du tube digestif est approximativement comparée, dans presque chaque cas, à la longueur du corps.

Le mémoire de Sirodot (1858) sur les sécrétions chez les Insectes est une très importante contribution à la connaissance des fonctions de nutrition de ces animaux. Mais, tout en se dirigeant vers un but physiologique, l'auteur a été conduit à étudier la structure du tube digestif chez quelques types de Coléoptères, en particulier celle de l'œsophage chez l'*Oryctes nasicornis*, celle des diverticules gastriques des Carabes et des Dytiques ; et il apporte sur ces différents sujets des notions histologiques nouvelles. En particulier c'est à lui qu'il faut attribuer la découverte des grosses cellules salivaires de l'œsophage de l'Oryctes dont il a décrit la structure avec beaucoup de précision.

Revenu après Sirodot à l'étude du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis*, Wertheimer (1887) a comparé l'intestin de l'Insecte parfait avec celui de sa larve. Il a retrouvé « ces énormes glandes salivaires unicellulaires, qui règnent tout le long du tube œsophagien », et il a aussi constaté leur présence, chose curieuse, dans le rectum, vers l'extrémité de ce dernier. Il a noté aussi, chez cet Insecte adulte, la rareté des cryptes dans l'intestin moyen.

Il faut nous arrêter plus longtemps aux recherches de Mingazzini (1889) sur le tube digestif des Lamellicornes phytophages. Elles font suite à des recherches analogues sur l'intestin larvaire des mêmes Insectes, et, prenant comme type d'étude *Oryctes nasicornis*, l'auteur compare à l'intestin de cette espèce celui des espèces suivantes : *Phyllognathus silenus*, *Anoxia australis*, *Anomala junii*, *Cetonia aurata* et *Tropinota hirtella*.

Des mesures, qui n'ont malheureusement porté pour chaque espèce que sur un seul intestin conservé dans l'alcool, permet-

tent tout d'abord de remarquer que chez *Oryctes nasicornis* et *Phyllognathus silenus* l'intestin moyen est très court par rapport aux intestins antérieur et postérieur (il représente seulement 1/4 de la longueur totale de ces derniers); tandis que dans les quatre autres espèces il est relativement très long, plus long que les deux autres segments intestinaux réunis.

L'intestin antérieur de l'*Oryctes* présente une structure variable suivant ses diverses régions. Dans sa portion tout à fait antérieure, il est caractérisé par une couche de cellules salivaires situées entre l'épithélium chitinogène et la couche musculaire ; ce sont les grosses cellules, déjà vues par Sirodot, pourvues d'un noyau volumineux, d'une vésicule hyaline et d'un petit canal excréteur chitineux qui se fait jour à travers l'intima. Les cellules salivaires manquent dans les portions postérieures ; en revanche les cellules épithéliales deviennent plus distinctes et plus volumineuses, surtout dans le segment voisin de l'intestin moyen. L'épaisseur de la couche de chitine et celle de la tunique musculaire varient également d'une région à l'autre. Chez l'*Anoxia* par contre, l'œsophage présente une bien plus grande uniformité ; dans le segment antérieur, les cellules salivaires, au lieu de former une couche continue sous l'épithélium, sont représentées simplement par de grandes cellules épithéliales, différant des cellules banales par leur taille et leur canal chitineux. On peut dire que l'*Anoxia* « mostra il primo stadio della formazione di cellule salivari ». Son œsophage présente une structure primitive par rapport à celui de l'*Oryctes*.

L'intestin moyen offre dans tout son trajet et chez les diverses espèces une grande uniformité de constitution et son aspect varie seulement suivant le stade physiologique où se trouvent ses cellules. Les transformations de son épithélium sont surtout nettes et profondes dans les espèces (*Anoxia*, *Anomala*), qui, contrairement à l'*Oryctes* et au *Phyllognathus*, se nourrissent abondamment pendant la vie imaginale. La sécrétion a lieu par formation, au bord libre des cellules, de vésicules qui se pédiculisent, puis se détachent. Les cellules subissent alors « una fase degenerativa » marquée par une nécrobiose du noyau. L'épithélium est régénéré par les éléments, en voie de multiplication, des « follicoli gastrici ».

Avec l'intestin postérieur nous retrouvons une grande diversité de structure. Il se compose de trois parties essentielles, correspondant à l'intestin grêle, au « sacco » et au rectum de la larve. De ces trois régions, la plus caractéristique est la région moyenne, poche plus ou moins dilatée et marquée, chez l'*Anoxia*, l'*Anomala* et en général les Mélolonthiens, de replis caractéristiques, dont la cuticule porte de longues épines. La différenciation de cette région est moins accentuée chez l'*Oryctes* et le *Phyllognathus* qui, par contre, possèdent dans la partie terminale de leur rectum de grosses glandes unicellulaires analogues aux cellules salivaires de l'œsophage.

Pour Mingazzini, les variations du tube intestinal sont en relation avec le genre de vie de l'Insecte. Ainsi, en ce qui concerne sa longueur, qui dépend surtout de la longueur du mésentéron, elle varie suivant la façon plus ou moins active dont s'alimente l'Insecte adulte (l'intestin est plus long chez les Mélolonthiens et les Cétoniens que chez l'Oryctes) et suivant la valeur nutritive des aliments : c'est ce que montre la comparaison des Lamellicornes phytophages avec les coprophages ; les aliments de ces derniers ayant une valeur nutritive moitié moindre que celle des herbes et des fleurs, leur intestin est incomparablement plus long, comme le prouvent quelques mesures effectuées par l'auteur.

A partir de 1886, dans toute une série de mémoires, c'est l'intestin moyen des Insectes qui, avec les phénomènes de sécrétion et de régénération dont il est le siège, attire l'attention des chercheurs. Le premier signal pour ces recherches fut donné par un travail de Frenzel (1886) ; voulant apporter de nouvelles preuves à l'appui d'une opinion qu'il a déjà soutenue antérieurement, celle d'une division directe du noyau dans les cellules épithéliales, Frenzel cherche ces preuves dans l'étude du tube digestif des Insectes, ce qui l'amène à donner une description détaillée de la structure de l'intestin moyen, envisagé chez des espèces très variées. Il insiste surtout sur l'épithélium, dans lequel il distingue deux sortes de cellules, celles qui forment le canal intestinal lui-même, et celles qui constituent chez *Hydrophilus*, *Melolontha*, *Geotrupes*, etc., les évaginations de la paroi (Drüsenkripten). Après maintes observations sur les caractères histologiques des cellules, sur leur

noyau, sur leur bordure en brosse (qui constitue pour elles un revêtement protecteur), Frenzel arrive à la question principale qui l'occupe, celle de la régénération de l'épithélium intestinal : n'ayant observé de mitoses que dans les « Drüsenkrypten » et jamais dans l'épithélium de revêtement du tube intestinal, ne voyant aucune relation génétique entre les deux sortes de formations épithéliales, qu'il considère au contraire comme tout à fait indépendantes l'une de l'autre, il arrive à cette conclusion : « Die eigentlichen Epithelzellen im Mitteldarm der Insekten... pflanzen sich auf dem Wege der *direkten (amitotischen) Kerntheilung* fort, während die spezifischen Drüsenzellen der Krypten sich auf dem Wege der indirekten (mitotischen) Kerntheilung vermehren » (p. 293). Ainsi, d'après Frenzel, la régénération de l'épithélium proprement dit aurait lieu par division directe.

Malgré l'opinion de Ziegler (1881), Frenzel confirmait sa première conclusion dans un nouvel article 1891), où, repoussant toute régénération épithéliale par division mitotique, il affirmait encore « dass die Kryptenzellen morphologisch wesentlich von den Epithelzellen verschieden sind und nicht Regenerationsherde für diese vorstellen » (p. 563).

Mais, s'appuyant sur des exemples très divers, Ziegler et vom Rath (1891) établirent que chez les Arthropodes la régénération des tissus usés s'opère toujours par mitoses et la confirmation en fut donnée, peu de temps après, par Bizzozero pour l'intestin moyen des Coléoptères.

Dans une série de recherches sur la régénération de l'épithélium intestinal chez les Vertébrés et les Invertébrés, Bizzozero (1893) montra en effet que le siège de cette régénération n'est pas, contrairement à l'avis de Frenzel, dans l'épithélium luimême, mais dans les « glandes en tube » de la muqueuse, dont le cul-de-sac présente de nombreuses divisions mitotiques. Aucun animal ne se prête mieux que l'Hydrophile à l'illustration de ce fait général : « Bei diesem Thiere ist der Mitteldarm mit einer Cylinderepithelschicht bekleidet, die von einer Chitinmembran getragen wird, und diese besitzt zahlreiche der Mündung ebensovieler birnförmiger Drüsen entsprechende Löcher. Das Darmepithel zeigt nie Mitosen, während solche im Epithel der Drüsen zahlreich sind. Dies könnte beim ersten

Blick zu der Annahme verleiten, wie Frenzel es auch angenommen hat, dass das Darmepithel sich durch direkte Theilung vervielfältige und die Mitosen der Drüsen nur dazu dienten, um die bei der Funktionsthätigkeit zu Grunde gehenden Elemente der Drüsen selbst zu ersetzen. Doch nichts von alledem Hydrophilus sondert in Zwischenräumen von wenigen Tagen das gesammte Epithel des Mitteldarms und die dasselbe tragende Membran ab ; und während diese Epithelschicht sich von der Darmwand loslöst, bildet sich durch eine Verschiebung und eine Umbildung des Darmdrüsenepithels eine neue Epithelschicht darunter » (p. 127). L'étude de l'intestin moyen d'autres espèces (*Melolontha vulgaris*, *Dytiscus marginalis*, *Cybister Rœselii*) montre que si le rejet de l'épithélium, au lieu de se faire périodiquement et en bloc comme chez l'Hydrophile, est au contraire continuel et partiel chez ces Insectes, la régénération a toujours lieu par mitose, dans le fond de « Drüsenkrypten » plus ou moins développées en diverticules.

Rengel (1898) est revenu après Bizzozero sur le rejet et la régénération périodiques de tout l'épithélium de l'intestin moyen chez l'Hydrophile. Il a suivi en détail le processus et a confirmé dans ses traits essentiels la description de son prédécesseur.

Pour de Rouville (1900) « le tissu conjonctif peut présider à la régénération des épithéliums », car, suivant l'expression de Sabatier, ce tissu, d'une façon générale, « continue plus ou moins dans le cours de la vie à être la *matrice* d'où sortent les éléments des autres tissus ». L'auteur a étudié à ce point de vue les relations qui existent entre l'épithélium et le tissu conjonctif dans l'intestin d'un certain nombre d'Insectes, entre autres de *Hydrophilus piceus* et *Melolontha vulgaris* ; sans nier que les foyers cellulaires décrits par Bizzozero aient un rôle dans la régénération de l'épithélium, il affirme que le tissu conjonctif sous-épithélial est une source importante de cellules de rénovation. Et il décrit de « petites cellules basales » d'origine conjonctive, situées au-dessous des grandes cellules épithéliales cylindriques, et qu'il considère comme des cellules-mères de ces dernières. Ce travail, qualifié de « paradoxal » par Léger et Duboscq (1902), paraît n'avoir trouvé aucun écho

parmi les chercheurs qui se sont occupés de la régénération épithéliale dans l'intestin des Insectes.

En étudiant divers intestins d'Arthropodes, Léger et Duboscq (1902) constatent « le bien-fondé de la théorie classique de la régénération » telle qu'elle a été établie par Ziegler et Vom Rath (1891), par Bizzozero (1893) etc., et signalent quelques cas particuliers qu'ils ont rencontrés chez divers Arthropodes. En ce qui concerne l'intestin de nombreux Orthoptères et Coléoptères, ils ont « toujours constaté chez l'adulte les cryptes de régénération décrites par un grand nombre d'auteurs. Elles existent aussi chez les larves avec un développement moins grand » (p. xl).

Deegener (1910) a suivi pas à pas les phénomènes de la sécrétion intestinale, accompagnés de desquamation cellulaire et de régénération, dans l'intestin moyen de Dytiques, considérés à des moments plus ou moins éloignés de leur repas. La digestion de la chair musculaire s'opère d'ailleurs en grande partie dans le jabot, où elle demande près de vingt heures; mais les premières portions liquéfiées commencent au bout d'une heure à franchir le filtre compliqué du gésier.

Le premier indice d'une sécrétion intestinale consiste en de gros granules basophiles (basophilen Körnchen) que l'on aperçoit d'abord dans la zone superficielle des cellules intercryptales, et un peu plus tard, trois heures et demie après le repas, dans les mêmes cellules et dans la lumière intestinale en même temps. On n'assiste jamais à l'issue de ces granules qui pourraient très bien n'être qu'une modification artificielle des substances sécrétées par les cellules.

Cinq heures après le repas, on voit pour la première fois apparaître les boules de sécrétion, dont l'émission se prolonge pendant deux ou trois heures. A la suite de ce processus sécrétoire, l'épithélium intercryptal paraît beaucoup moins élevé.

Quant aux diverticules ou cryptes, on doit admettre que la sécrétion y a lieu presque sans interruption, quoique d'une façon plus ou moins active selon les besoins du moment, tant que l'intestin moyen reçoit de la nourriture du jabot. Les diverticules se comportent donc comme de véritables glandes intestinales. On observe parfois dans leur lumière, et à l'intérieur des cellules, de gros granules basophiles, analogues à ceux des

cellules intercryptales. Mais la sécrétion ne s'opère jamais par émission de boules ou de vésicules, comme le prouve l'intégrité toujours parfaite de la bordure en brosse.

La chute des vieilles cellules épithéliales se poursuit presque sans interruption, indépendamment de la présence ou de l'absence de nourriture dans l'intestin. Elle est plus ou moins active selon les moments et entraîne soit des cellules isolées, soit des groupes cellulaires entiers. Ce sont les cellules intercryptales, les plus âgées de toute la paroi intestinale, qui subissent presque seules la dégénérescence. Leur remplacement s'opère de proche en proche par suite de la multiplication des cellules de régénération qui occupent le fond des cryptes.

Parmi les nombreux travaux que Bordas a consacrés à l'anatomie descriptive des Insectes, un certain nombre de Notes (1901-1906) se rapportent au tube digestif de quelques Coléoptères. L'auteur y a envisagé l'appareil digestif des Dytiscides, le gésier des Carabes, l'intestin terminal de quelques Silphidæ, le tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* et de *Hydrous caraboides*, enfin celui de l'Anthonome du pommier. Ce sont de courtes descriptions anatomiques et histologiques, sans aucun lien entre elles, et auxquelles manque toute illustration.

Chez les Dytiscides, la longueur de l'intestin est considérable, malgré que ce soient des Insectes carnassiers. Le gésier est un appareil masticateur supplémentaire, surtout caractérisé à son intérieur par huit épaississements chitineux et sétigères, que l'auteur désigne sous le nom de dents et de denticules et qui atteignent chez l'*Acilius* leur maximum de complexité. L'intestin moyen comprend deux régions bien distinctes : une antérieure, large, sacciforme, recouverte de longues papilles glandulaires, et une postérieure, plus étroite, hérissée de petits tubercules courts. L'intestin postérieur est long, très sinueux et s'ouvre dans une volumineuse poche ou ampoule rectale, vers l'extrémité antérieure de celle-ci chez *Agabus*, vers son milieu chez *Dytiscus* et *Cybister*, vers son extrémité terminale chez *Acilius*. Cette ampoule possède une structure particulière, elle est tapissée d'une intima chitineuse portant de fines soies cornées. Elle a une triple fonction : c'est à la fois un appareil hydrostatique, un organe défensif quand l'animal est hors de

l'eau, et un réceptacle excrémentitiel dans sa région médiane et son extrémité postérieure.

Le gésier des Carabes (*Carabus auratus*, *C. nemoralis*) présente une forme à peu près cylindrique ou légèrement ovoïde. Sa face antérieure, à peu près plane, présente en son milieu une ouverture en forme de croix de Malte, très caractéristique. La lumière de l'organe a la même forme. Aux quatre extrémités des bras de la croix existent de petits bourrelets, à pointe dirigée intérieurement, que l'auteur nomme *denticules*. Entre ces derniers se trouvent de larges plaques chitineuses de forme triangulaire se prolongeant dans l'intérieur du gésier et appelées *dents*. Le bord interne des dents et celui des denticules sont garnis de longues soies cornées, à pointe recourbée en arrière. La musculature est très puissante. L'organe fonctionne comme filtre et comme appareil masticateur.

L'appareil digestif des Silphidæ est remarquable par sa longueur, ses nombreux replis, par l'atrophie du gésier et surtout par la constitution et la structure de l'intestin postérieur. Ce qui caractérise ce dernier, c'est la présence de petites éminences circulaires, très courtes, faisant à peine saillie extérieurement et ne laissant entre elles que des vides très étroits. Ces tubercules correspondent à de petites dépressions de la paroi intestinale et, à leur niveau, cette paroi est formée par des cellules spéciales, plus hautes, à protoplasme finement strié, bordées par une intima chitineuse plus épaisse et légèrement denticulée. Ces *replis épithéliaux* concaves doivent être homologués aux *glandes rectales* des autres Insectes, bien que ces glandes, dans leur état général, soient, au contraire des bourrelets convexes, proéminents intérieurement.

Le tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* est remarquable par le grand développement de ses parties médiane et postérieure et par l'extrême réduction de l'intestin antérieur. Il n'y a pas de jabot ; le gésier est très réduit et son armature est représentée par des replis internes, peu accentués, recouverts de lames chitineuses qui atteignent leur maximum d'épaisseur au sommet des replis. La cavité de l'intestin terminal est très irrégulière, par suite des nombreux replis qui sillonnent l'organe ; l'épithélium comprend de hautes cellules, dont le protoplasme est fibrillaire du côté interne et granuleux autour du noyau ; l'in-

tima est irrégulière, denticulée ; la musculature est mince, mais dans le rectum, les muscles transversaux forment six ou huit assises superposées et constituent un puissant sphincter.

Chez l'*Anthonomus pomorum* adulte, l'œsophage est un tube à parois minces, dont l'intima chitineuse est hérissée de longues soies cornées dirigées en arrière ; le gésier, peu développé, est un organe cylindrique très musculaire et présentant intérieurement huit bourrelets longitudinaux sétigères, dus à l'accolement de deux bandelettes chitineuses. L'intestin moyen est surtout remarquable en ce que sa seconde portion porte de longs diverticules cylindriques, situés, au nombre de deux ou trois, de chaque côté de l'organe. L'intestin terminal est cylindrique, pourvu de bourrelets musculaires longitudinaux, et se prolonge par un rectum tubuleux, plissé dans le sens antéro-postérieur.

Dans ces dernières années, le Dytique bordé a été l'objet d'une série d'études monographiques publiées dans le *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* ; Rungius (1911) est l'auteur d'une description détaillée du tube digestif de cette espèce. Constatant que l'intestin de cet Insecte carnivore est relativement très long (trois fois et demie la longueur du corps, c'est-à-dire plus long que chez l'herbivore *Hydrous piceus*), il explique ce fait par la nécessité où se trouve l'animal, souvent privé de proies pendant longtemps, de consommer de grandes quantités de nourriture lorsqu'il en trouve. Après un exposé minutieux de la structure compliquée du gésier, l'auteur conclut de cette structure même que l'organe doit être considéré comme un appareil masticateur (Kaumagen). La plus grande partie de l'intestin antérieur (œsophage et jabot) est caractérisée par la forte réduction de l'épithélium, formé seulement de quelques petites cellules éparses, sous une épaisse intima.

L'intestin moyen laisse reconnaître deux modes de sécrétion : l'un consiste en la formation de vacuoles intracellulaires, rejetées à l'extérieur, sans qu'il y ait expulsion du noyau ni destruction de la cellule ; il s'observe exclusivement chez les larves du premier stade ou qui viennent de subir la mue.

Le second mode, le plus fréquent, seul représenté chez l'adulte, consiste en une décapitation des cellules sécrétantes, aboutissant à une destruction continuelle et partielle de l'épithélium. Les cryptes de régénération ont une constitution sim-

ple, primitive, chez les jeunes larves, et en s'accroissant continuellement, arrivent à former chez l'adulte de longs culs-de-sac, dont le fond est occupé par le foyer de régénération.

L'intestin grêle est très long, formé par un épithélium à structure fibrillaire, tapissé par une intima lamelleuse (dépourvue de couche jaune superficielle), et il joue un rôle absorbant. Enfin le cæcum rectal serait un organe compensateur, destiné, en se remplissant de liquide, à combler plus ou moins la cavité générale ; par là, ce cæcum faciliterait, tout de suite après la mue, l'extension de la nouvelle peau larvaire encore molle, et jouerait chez la larve et l'adulte le rôle d'organe statique, en déterminant des changements de volume de l'abdomen, et par suite des variations du poids spécifique de l'animal.

Dans un court travail, où C. Schluter (1911) démontre que contrairement à l'affirmation de Alex. Petrunkevitsch, il n'y a jamais absorption de graisse ni de carmin dans le jabot des Insectes, nous trouvons une description morphologique de l'intestin antérieur de *Carabus auratus*. Quelques dessins nous aident à saisir la disposition des bourrelets musculaires de la paroi interne du jabot et celle des saillies, hérissées de soies chitineuses, qui composent l' « estomac masticateur ».

Descriptions monographiques de L. Dufour, de Wertheimer, de Mingazzini, de Bordas et de Rungius ; études de Frenzel, de Bizzozero, de Rengel, de Deegener, sur la sécrétion cellulaire et la régénération épithéliale dans l'intestin moyen ; tels sont les travaux, relatifs aux Coléoptères, que nous avons rencontrés jusqu'ici. Dans l'un d'entre eux, celui de Mingazzini (1889), nous avons trouvé un essai intéressant pour mettre les variations du canal intestinal en rapport avec le genre de vie et surtout avec l'alimentation de l'Insecte. Cette tendance dynamique est beaucoup plus accusée dans les recherches de Gorka (1901) : les résultats en ont été résumés par l'auteur dans une courte note, dont je reproduis ici l'essentiel :

D'après les caractères de leur tube digestif, ses fonctions physiologiques et les dimensions relatives de ses parties constituantes, les Coléoptères peuvent être répartis en six types fondamentaux :

1. Coprophages (*Geotrupes stercorarius*, *Copris*, etc.).

Tube digestif relativement plus long que chez tous les autres Coléoptères : cinq à huit fois la longueur du corps. Très peu différencié. L'intestin moyen forme la portion de beaucoup la plus longue de tout le tube digestif, il représente en longueur 80 à 90 0/0 de celui-ci.

2. Phytophages (*Melolontha*, *Lethrus*, etc.).

Le tube digestif a une longueur qui atteint de 2,7 à 6,7 fois la longueur du corps. Par sa structure, il se rapproche beaucoup de celui des Coprophages.

3. Succiphages (*Callidium*, *Clytus*, etc.).

Ce sont les Insectes se nourrissant du suc des plantes. Leur intestin, à paroi mince, n'atteint que deux ou trois fois la longueur du corps. Les trois portions de l'intestin sont à peu près d'égale longueur (ainsi chez *Callidium*, l'intestin antérieur représente 32,6 0/0, l'intestin moyen 34,8 0/0, et l'intestin postérieur 32,5 0/0 de la longueur totale du tube digestif). La constitution est encore très simple.

4. Saprophages (*Oryctes nasicornis*).

Le tube digestif a trois ou quatre fois la longueur du corps. Ce qui le caractérise, c'est que la portion postérieure de l'intestin est de beaucoup la plus longue et représente à elle seule plus de la moitié du tube digestif (52 à 68 0/0).

5. Sarcophages (*Carabus*, *Calosoma*, *Abax*, etc.).

Ce sont les mangeurs de proie vivante. Le tube digestif a de 1,7 à 3,2 fois la longueur du corps. Il est très différencié. L'intestin antérieur relativement long présente un jabot et un gésier toujours bien développés et dont la présence est caractéristique du groupe. L'intestin postérieur se décompose en un intestin grêle et en un rectum également bien différenciés.

6. Nécrophages (*Necrophorus*, *Necrodes*).

Chez les mangeurs de chair putréfiée, l'intestin a une longueur qui le rapproche de celui des végétariens, car il atteint de quatre à sept fois la longueur du corps. Il n'y a pas de jabot, mais seulement un gésier. L'intestin postérieur est extrêmement long, car il représente 64,7 à 76,1 0/0 de tout le tube digestif. Il est pourvu d'un cæcum.

Après avoir établi ces types, Gorka fait remarquer que les caractères sur lesquels ils sont fondés ne sont nets que pour des Insectes à régime pur. Chez les Coléoptères polyphages, par-

ticipant à plusieurs régimes, on rencontre ces caractères plus ou moins combinés entre eux.

Telle est, succinctement résumée par son auteur même, la classification dynamique proposée par Gorka. Bien qu'elle soit présentée sans aucun détail et sans le moindre développement, et qu'il soit malaisé, par suite, de la soumettre à une discussion appuyée sur les faits, j'aurai à revenir non seulement sur les conclusions de Gorka, mais sur le principe même des mesures qu'il a effectuées et des rapports qu'il a établis. Cette critique viendra naturellement dans le prochain chapitre, où j'exposerai mes propres mesures et les résultats auxquels elles m'ont conduit.

Les diverses recherches que j'ai poursuivies sur le canal intestinal des Coléoptères seront réparties de la façon suivante :

Le chapitre II traitera des « Variations de longueur du tube digestif ».

Les trois chapitres suivants (chapitres III, IV et V) seront consacrés respectivement à l'étude histologique des trois régions intestinales : antérieure, moyenne et postérieure.

Le chapitre VI réunira sous forme de conclusion synthétique les faits acquis au cours des chapitres précédents sur la morphologie dynamique du canal intestinal.

CHAPITRE II

LES VARIATIONS DE LONGUEUR DU TUBE DIGESTIF CHEZ LES COLÉOPTÈRES

C'est une des notions les plus anciennes et les moins discutées de l'anatomie comparée qu'il existe une dépendance étroite et constante entre la longueur du tube digestif et le régime alimentaire de l'animal. L'étude de cette relation chez les Vertébrés, et particulièrement chez les Mammifères, paraît l'avoir établie sous la forme d'une loi certaine et définitive. Les observations sur ce sujet sont si nombreuses et les expériences, même, si concluantes, que l'on croit au premier abord pouvoir conclure à la généralité de cette loi et à son extension possible aux animaux inférieurs. Est-elle applicable aux Insectes ? L'est-elle sans restriction aucune, ou bien au contraire sous conditions spéciales ? Et si elle l'est, son étude chez les Insectes peut-elle nous permettre de saisir quelques-unes des raisons profondes qui déterminent cette relation ?

En 1813, Marcel de Serres, étudiant le tube digestif chez plusieurs Insectes des divers ordres et notamment chez d'assez nombreux Coléoptères, est conduit à grouper ces derniers en deux grandes séries : d'une part les herbivores, d'autre part les carnassiers. Il a en effet préalablement remarqué que « généralement, chez les herbivores, les intestins sont plus développés et plus étendus que chez les espèces qui vivent de proie vivante » (p. 66).

L'observation de Marcel de Serres était évidemment toute superficielle et, bien des années après lui, en 1873, Maurice

Girard constatait, au contraire, qu'au sujet de la relation entre la longueur de l'intestin et la nature du régime, l'étude des Insectes venait « manifester des exceptions nombreuses et nous donner une preuve de plus de cette réserve continuelle avec laquelle l'esprit humain doit toujours procéder dans les sciences d'observation ». Et il citait à la suite quelques exceptions présentées par les Coléoptères : « Les Carabiques, qui vivent de proie vivante, ont un tube digestif et un estomac très courts ; mais il en est de même chez les *Cerambyx* (Longicornes) vivant de bois, régime tout opposé ; l'estomac redevient très long chez les *Lamia* de la même famille, et se nourrissant pareillement... Les *Blaps*, les Silphes, qui se nourrissent de charognes et de détritus, ont de longs estomacs, faisant dans l'abdomen des circonvolutions remarquables ; chez les Silphes, le tube digestif a quatre fois la longueur du corps ; chez les grands Staphylins, nourris de la même manière, il n'a plus que deux fois cette longueur, et il est encore plus court chez les Cantharides et les *Meloe* phytophages. Chez les Lamellicornes, il reprend, au contraire, des dimensions en rapport avec les aliments végétaux » (p. 16).

Mais l'exemple le plus souvent observé d'Insectes n'obéissant pas à la loi reconnue exacte pour les Vertébrés supérieurs est celui des Dytiscides. Bordas (1901), Rungius (1911) ont noté que la longueur de leur tube digestif est considérable, bien que ce soient des Insectes carnassiers. Et l'exemple est d'autant plus frappant que la comparaison s'impose entre les grandes espèces de Dytiques, comme *Dytiscus marginalis*, et le grand Hydrophile, *Hydrous piceus*, qui est essentiellement végétarien à l'état adulte : d'après Rungius (1911), l'intestin de cette dernière espèce est relativement plus court que celui du Dytique.

Comme on le voit, la loi universellement admise pour le tube digestif d'autres animaux paraît rencontrer chez les Insectes des exceptions si nombreuses que celles-ci nous posent un véritable problème. Gorka, dans son essai de morphologie comparative et dynamique du tube digestif chez les Coléoptères, l'a-t-il résolu ?

Nous avons vu que cet auteur, étudiant les caractères du tube digestif des Coléoptères, divise ces Insectes en six groupes

d'après leur régime alimentaire. Mais en ce qui concerne la relation entre la longueur totale du tube digestif et la longueur du corps, il est aisé de se rendre compte, par les rapports que nous donne l'auteur, que la classification par lui proposée n'a aucune raison d'être. A part les Coprophages, qui se différencient nettement de tous les autres par la longueur considérable de leur intestin, il n'y a pas de différences bien tranchées entre les autres groupes. Des Insectes de régimes aussi peu semblables que les Succiphages (lécheurs de sucs végétaux) et les Sarcophages ou carnivores, présentent, par rapport à la longueur de leur corps, à peu près la même dimension totale d'intestin. Et il n'y a pas d'écart non plus entre les Phytophages ou végétariens francs (dont le tube digestif d'ailleurs varie en longueur dans des limites très étendues) et les Nécrophages ou mangeurs de chair putréfiée. Ces différentes catégories, à régime particulier, peuvent bien se caractériser par la différenciation plus ou moins accusée de telle ou telle partie de leur tube digestif (présence ou absence d'un jabot, d'un gésier, plus ou moins grande complication de l'intestin postérieur, etc.) ; à coup sûr, il ne ressort pas du travail de Gorka qu'elles soient caractérisées par la dimension du tube digestif.

Devons-nous donc accepter comme démontrée l'absence de toute relation dynamique entre le régime alimentaire de l'Insecte et la longueur de son intestin ? J'ai pensé qu'il y avait lieu de procéder à de nouvelles mesures et, reprenant sur d'autres bases l'étude de la question, j'ai cherché à en donner une solution nouvelle.

Tout d'abord il y a lieu de se demander si c'est bien à la longueur du corps que doivent être rapportées les dimensions intestinales. C'est ce qu'ont fait jusqu'ici tous les auteurs qui ont noté la longueur du tube digestif. Mais ce procédé n'est pas absolument correct ; il ne le serait que si toutes les espèces étudiées avaient une forme générale identique, représentaient en un mot des solides semblables. Comme ce n'est point le cas, même dans les conditions d'homogénéité réalisées par l'ordre des Coléoptères, rapporter à la longueur du corps L la longueur du tube digestif l, cela revient à ne point tenir compte des différences de forme des Insectes étudiés, et les rapports

qu'on obtient ainsi ne sont pas absolument comparables, puisque dans chacun d'eux $\frac{l}{L}$ intervient un élément L qui ne varie pas proportionnellement à la taille de l'Insecte, à cause des différences de forme qui séparent les espèces.

A mon sens, la longueur du corps, liée pour chaque Insecte à une forme spécifique particulière, n'a rien à faire dans le problème. C'est bien plutôt au poids de l'animal, à la masse des tissus à nourrir, qu'il y a lieu de rapporter les dimensions intestinales ; la masse, en effet, exprime correctement la taille de l'animal, indépendamment de toute question de forme ; et ce procédé offre en outre cet avantage pratique que le poids peut toujours se mesurer avec une précision bien plus grande que la longueur du corps. Evidemment nous ne prendrons pas le poids lui-même, auquel il serait mathématiquement incorrect de rapporter une longueur. Pour avoir un élément comparable à une longueur, nous prendrons la racine cubique du poids, en supposant même densité à tous les Insectes étudiés ; et, divisant par cette racine cubique la dimension intestinale, nous obtiendrons un rapport numérique $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$, toujours comparable entre espèces de formes différentes.

A ce procédé on pourra objecter que si les rapports qu'il nous permet d'établir ne se trouvent plus faussés par suite des différences de forme des animaux considérés, ils le sont cette fois par suite des différences de densité qui peuvent exister entre ces animaux. Nous ne possédons pas de données sur le poids spécifique des Coléoptères ; mais il est permis de penser qu'il ne peut exister que des différences minimes de densité entre Insectes constitués des mêmes tissus et des mêmes humeurs (abstraction faite, bien entendu, de la quantité d'air plus ou moins grande contenue dans l'appareil trachéen et qui, évidemment, ne doit pas intervenir ici). Je reste donc persuadé que l'emploi du rapport $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$ est meilleur et plus légitime que celui du rapport $\frac{l}{L}$.

Il ne me reste plus qu'à indiquer comment furent faites les mesures qui me conduisirent à établir pour chaque espèce le rapport $\frac{l}{\sqrt[3]{P}}$.

Les Insectes, la plupart du temps, ont été disséqués à l'état frais. Lorsqu'il ne m'était pas possible de les conserver vivants jusqu'au moment où je pourrais les soumettre à mon scalpel, ils étaient plongés dans une solution formolée très étendue, où ils ne restaient qu'un temps assez court, trois ou quatre jours au maximum, de telle sorte que l'intestin ne subit aucune action durcissante, ni aucun ratatinement de la part du liquide conservateur.

Disséqué sous la loupe binoculaire, le tube digestif était déroulé complètement dans l'eau ; le plus grand soin était pris pour ne lui faire éprouver aucune traction, mais lui laisser prendre de lui-même ses dimensions naturelles. A l'aide d'un quadrillage oculaire placé dans la loupe, sa longueur était mesurée avec précision.

Pour chaque individu une fiche était établie, indiquant son poids P mesuré avant la dissection, la longueur de l'intestin antérieur, celle de l'intestin moyen, celle de l'intestin postérieur et enfin la longueur totale du tube digestif. Les valeurs moyennes pour l'espèce ont été calculées à l'aide d'un nombre d'individus variant de 5 à 10. Ce chiffre est évidemment trop faible pour permettre de faire une étude des variations individuelles ; et c'est seulement à titre d'exemple, pris au hasard parmi mes mesures, que je donne ci-dessous les chiffres recueillis pour *Dytiscus marginalis* :

	Poids	Intestin ant.	Intestin moyen	Intestin post.	Long. totale
		mm.	mm.	mm.	mm.
1er individu	215,5	23,2	20,3	76,4	119,9
2e —	199,5	26,1	15,9	73,0	115,0
3e —	198,0	22,7	19,3	78,3	120,3
4e —	190,5	21,3	18,4	69,7	109,4
5e —	253,5	25,6	24,2	88,0	137,8
6e —	200,5	23,7	15,5	76,4	115,6
7e —	193,5	23,7	19,3	66,7	109,7
Moyenne	195,9	23,8	19,0	75,5	118,3

Ayant établi à l'aide de ces chiffres pour l'espèce correspondante la valeur du rapport $\frac{L}{\sqrt[3]{P}}$ qui exprime la longueur rela-

tive du tube digestif dans cette espèce, comparons entre eux les divers Coléoptères soumis à différents régimes alimentaires.

Reprenant un procédé de représentation, que nous avons déjà utilisé dans l'étude des variations du coefficient de chitine,

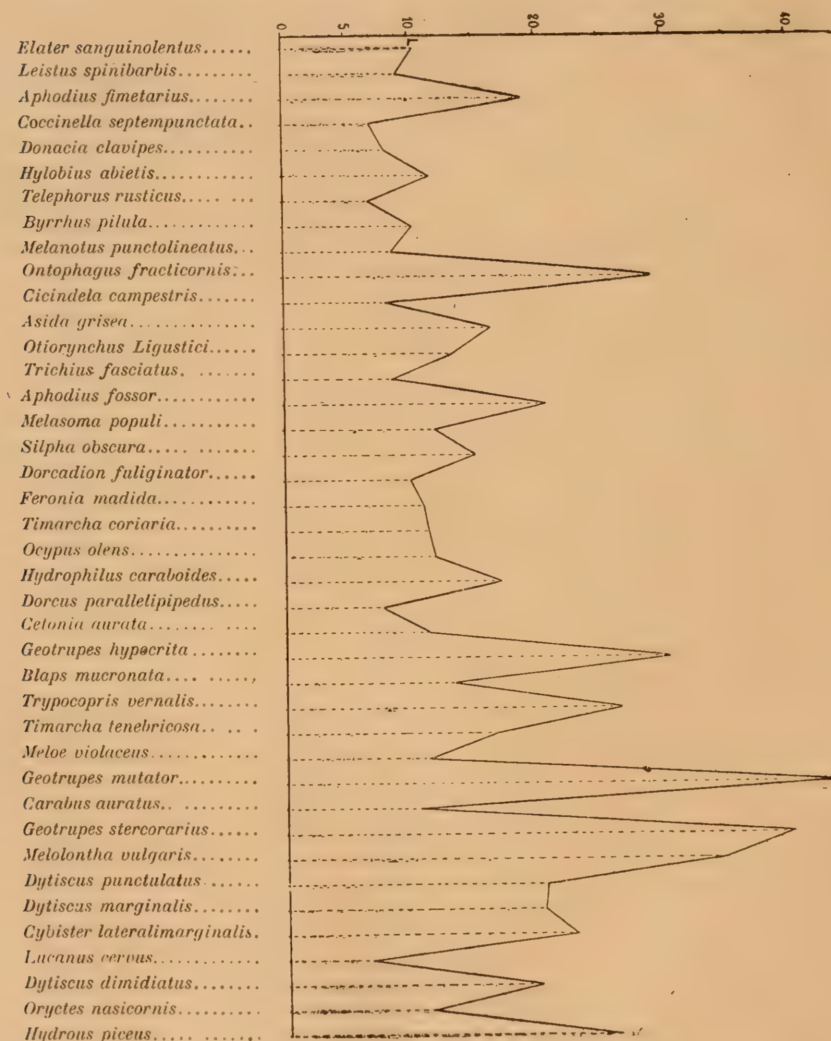


Fig. 10. — Variations de longueur totale du tube digestif, les espèces étant rangées dans l'ordre des poids croissants.

classons les espèces dans l'ordre croissant des poids P ; puis, prenant un système d'axes rectangulaires, représentons ces espèces en abscisses par des points équidistants et à chaque point élevons une ordonnée proportionnelle à la valeur $\frac{L}{\sqrt[3]{P}}$ pour l'espèce considérée, L étant la longueur totale de l'intestin. Joignons l'un à l'autre les sommets de toutes les ordonnées : la ligne brisée ainsi obtenue (fig. 10) représente en quelque sorte les variations du rapport $\frac{L}{\sqrt[3]{P}}$; examinons si la position plus ou moins élevée occupée par les espèces sur ce graphique correspond à leur régime alimentaire.

Nous nous rendons immédiatement compte que des espèces à régime identique (par exemple : *Telephorus rusticus*, *Carabus auratus*, *Dytiscus dimidiatus*) occupent sur la ligne LL des niveaux très différents, tandis que nous voyons voisiner des Coléoptères d'alimentation très diverse, tels que *Cicindela campestris* et *Trichius fasciatus*. Seuls paraissent se mettre ici à l'écart les Coléoptères xylophages : *Dorcus parallelipipedus*, *Lucanus cervus*, *Oryctes nasicornis*, caractérisés par la très grande brièveté relative de leur tube digestif. Mais en général on ne constate aucune relation entre le mode d'alimentation et la longueur relative de l'intestin ; nous retrouvons ici le fait qui ressortait déjà de quelques observations des auteurs précédemment cités, à savoir qu'une telle relation n'existe pas, quand on considère les dimensions *du tube intestinal tout entier*.

Lorsqu'une loi naturelle, solidement établie pour un groupe étendu de cas déterminés, paraît se trouver en défaut pour d'autres cas analogues, il arrive souvent que ce qui est fautif, ce n'est pas la loi elle-même, mais l'application qu'on veut en faire. Le fait que la longueur du tube digestif *tout entier* n'est point en rapport avec la nature de l'alimentation nous conduit à nous demander si le régime n'intervient point ici pour déterminer la longueur *d'une partie* seulement du canal intestinal.

Or, il est impossible de n'être point frappé des différences de fonction et de constitution qui, chez l'Insecte, mettent l'intestin

moyen à part des segments antérieur et postérieur du tube digestif. Tandis que ces derniers, intérieurement revêtus d'une intima chitineuse ininterrompue et parfois fort épaisse, se montrent comme de simples tubes de passage, parfois dilatés en poches ou réservoirs, pour les aliments ou les excréments, l'intestin moyen, seule région sécrétrice, et peut-être la plus importante pour l'absorption, continuellement en voie d'usure et de régénération, apparaît comme la portion active par excellence de l'intestin, celle qui accomplit le travail digestif essentiel, celle qui subit l'influence de l'aliment, réagit sur lui et le transforme. Je me propose de montrer, dans la troisième partie de ce mémoire, quel est, en ce qui concerne ses sécrétions diastasiques, le pouvoir d'adaptation de l'intestin moyen chez les Coléoptères. Il s'agit d'examiner maintenant s'il ne réagit point aussi au régime, indépendamment des intestins antérieur et postérieur, par certains caractères morphologiques, en particulier par sa longueur.

Etablissons donc, à l'aide des mesures effectuées sur l'intestin moyen, le rapport $\frac{Lm}{\sqrt[3]{P}}$, et voyons s'il nous est possible de classer nos Coléoptères en séries distinctes, différant par la valeur plus ou moins élevée de ce rapport. Nous découvrons que toutes les espèces carnivores forment un premier groupe très homogène, dont les différents types, rangés dans l'ordre croissant des rapports $\frac{Lm}{\sqrt[3]{P}}$, nous fournissent la courbe CC de la figure 11. Tous les autres Coléoptères, participant à divers régimes végétariens ou au régime coprophage, rangés de la même façon, s'étagent suivant la courbe VV, nettement superposée à la précédente. Nous retrouvons ici l'infériorité habituelle des carnivores par rapport aux végétariens. La relation dynamique entre la nature du régime et la longueur relative de l'intestin se vérifie donc chez les Coléoptères, à condition de rechercher cette relation dans l'étude du seul intestin moyen.

Cependant le graphique de la figure 11 appelle un examen plus approfondi. On remarquera que les Coléoptères rangés le long de la courbe VV ne forment pas un groupe très homogène. En ce qui concerne l'alimentation de ces Insectes, aussi bien que la longueur relative de leur instestin moyen, on pour-

rait y établir des subdivisions, en séparer par exemple les types xylophages, *Lucanus cervus*, *Oryctes nasicornis*, *Dorcus*

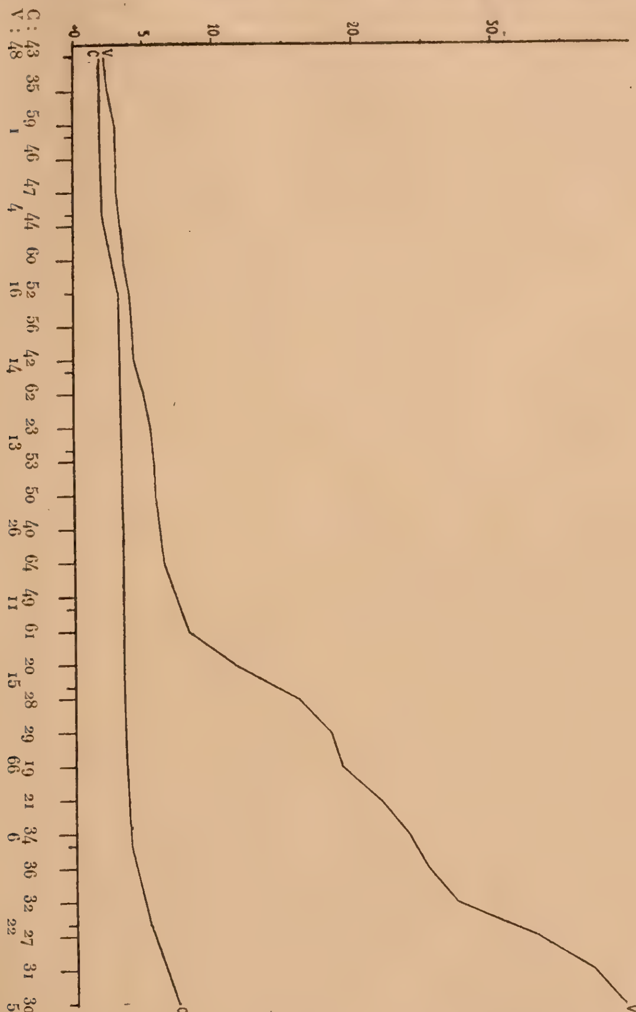


Fig. 11. — Variations de longueur de l'intestin moyen suivant les deux régimes carnivore et végétarien.

La courbe supérieure se rapporte aux espèces végétariennes, l'inférieure aux espèces carnivores ; les numéros correspondent à ceux de la liste des espèces donnée à l'appendice.

parallelipipedus, les Elaterides, placés tout à fait à la base, au même niveau général que les carnivores, et mettre égale-

ment à part les Bousiers, qui forment tous le sommet de la courbe VV, avec une longueur relative considérable d'intestin moyen.

Ces particularités, et notamment la position très élevée des espèces coprophages, nous conduisent à une hypothèse vraisemblable sur la façon dont agit le régime alimentaire pour déterminer la longueur de l'intestin. A mon sens, la nature des aliments intervient moins ici que leur masse, que le volume consommé. Si le Lucane, le *Dorcus*, le Rhinoceros sont à la base même de la courbe des végétariens, cela tient, non à ce qu'ils sont xylophages (ils ne le sont réellement qu'à l'état larvaire), mais au fait qu'ils ne se nourrissent pour ainsi dire plus du tout, une fois arrivés à l'état adulte. Le Hanneton a l'intestin incomparablement plus long, toutes proportions gardées, que la Cétoine, parce qu'il dévore sans arrêt, tout le long de sa vie adulte, des tissus végétaux cellulosiques, tandis que la Cétoine vit sur les fleurs et se nourrit pour une grande part de sucs et de matières sucrées. Enfin les Bousiers sont bien connus par la voracité avec laquelle ils consomment leurs aliments habituels. « Ils sont tous gloutons insatiables, raconte Fabre, leur pittoresque historien ; il faut à tous de volumineuses victuailles, que ne feraient pas soupçonner les modestes dimensions du consommateur. Le Copris espagnol, gros comme une forte noisette, amasse sous terre, pour un seul repas, un pâté du volume du poing. En une seule séance de réfection, en une douzaine d'heures, le Scarabée digère à peu près son volume de nourriture » (1). Cela seul suffit à nous rendre compte de leur position élevée sur le graphique de la figure 11.

Ainsi, c'est surtout avec la plus ou moins grande fonctionnalité de l'intestin que se trouve en rapport la longueur de ce dernier ; c'est parce que les Insectes végétariens consomment de grandes quantités d'aliments cellulosiques, entraînant une volumineuse proportion de déchets, qu'ils ont un intestin relativement plus long que les carnivores. C'est à la masse réduite et à la facile digestibilité des tissus de leurs proies, que les carnivores doivent la brièveté relative de leur intestin.

C'est à une explication analogue qu'ont généralement recours

(1) Fabre : *Souvenirs entomologiques*, 5e série, p. 17 et p. 25.

ceux qui, ayant constaté chez les animaux supérieurs la relation entre la longueur de l'intestin et la nature du régime, répugnent à entendre cette loi dans un sens finaliste. Mais, pour les animaux supérieurs, l'explication invoquée reste purement hypothétique ; ici, nous avons pu reconnaître clairement sa justesse, parce que les différents Insectes une fois arrivés à l'état d'imago, présentent une grande diversité d'alimentation, sous le rapport de la masse, du volume et de la digestibilité des aliments ingérés : les Lucanides, par exemple, quoique végétariens n'ont qu'un intestin moyen relativement très court, parce qu'à l'état adulte ils ne se nourrissent plus, ou se contentent de lécher quelques sucs végétaux ; les Bousiers, au contraire, bien qu'ayant un régime qui participe assez largement à l'alimentation carnivore, ont un intestin moyen extraordinairement long, parce que le travail digestif, en raison de la quantité d'aliments ingérés et de la nature de ces aliments, atteint chez eux à une excessive activité.

Il y a lieu de se demander si les régions antérieure et postérieure du tube digestif ne subissent pas aussi chez les divers Coléoptères des modifications en rapport avec le régime. Les mesures que j'ai effectuées sur ces deux portions du canal alimentaire nous permettent de nous rendre compte que leur longueur varie suivant une loi très irrégulière. Ce sont précisément ces irrégularités qui, dans les mesures portant sur la totalité du tube digestif, masquent la loi de variation de l'intestin moyen. Nous ne rencontrons plus ici que des dispositions particulières, représentant des adaptations spéciales à tel ou tel mode d'alimentation ou de digestion : par exemple, le long jabot qui existe dans les deux plus grandes familles de carnivores, les Carabides et les Dytiscides, et dans lequel s'accumulent les aliments pour y subir l'action dissolvante des sucs digestifs provenant de l'intestin moyen. Comme ces variations ne sont point susceptibles de rentrer dans le cadre d'une loi générale, je n'y insisterai pas davantage ici, me réservant d'y revenir en détail dans les chapitres suivants, à propos de l'étude spéciale consacrée à chaque région intestinale.

Ce qui reste acquis, c'est qu'en dépit de l'opinion, insuffisamment approfondie, des anciens auteurs, il existe chez l'Insecte une liaison entre la longueur de l'intestin et le mode d'alimen-

tation ; mais cette liaison n'apparaît qne si l'on fait abstraction des intestins antérieur et postérieur ; elle existe seulement pour l'intestin moyen, région digestive par excellence du canal alimentaire.

CHAPITRE III

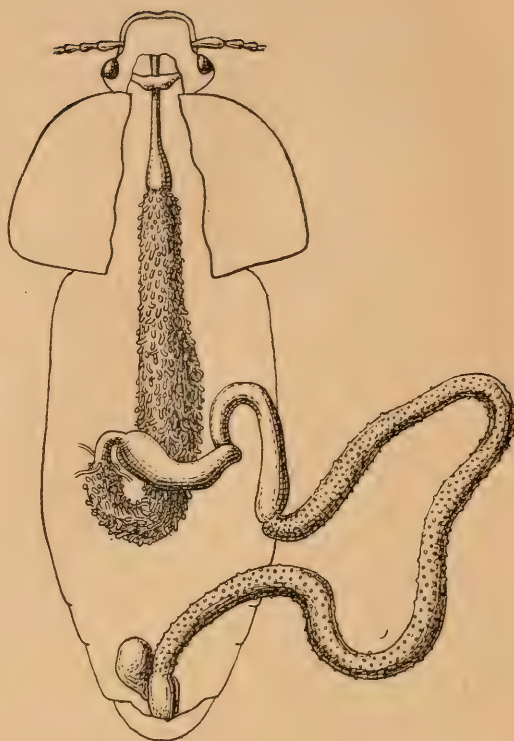
L'INTESTIN ANTÉRIEUR

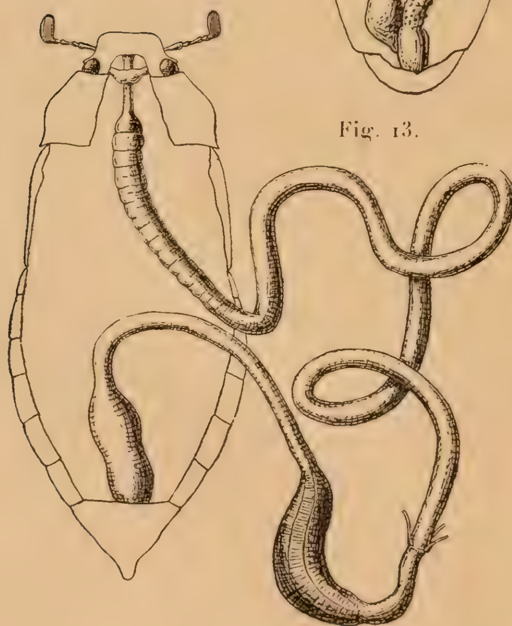
Par son origine embryologique, l'intestin antérieur n'est typiquement qu'une invagination tubulaire de l'ectoderme, amenant les matériaux alimentaires jusqu'à l'entrée de l'intestin moyen. On le rencontre sous cette forme typique schématique, dans certaines familles de Coléoptères. On le voit, ailleurs, se compliquer par différenciation de régions distinctes, douées de fonctions spéciales et que l'on décrit sous les noms d'œsophage, de jabot et de gésier. Sa longueur varie assez régulièrement dans le même sens que sa plus ou moins grande différenciation ; de telle sorte que le degré jusqu'où cette dernière est poussée se trouve assez bien exprimé par le chiffre qui mesure la dimension relative de l'intestin antérieur.

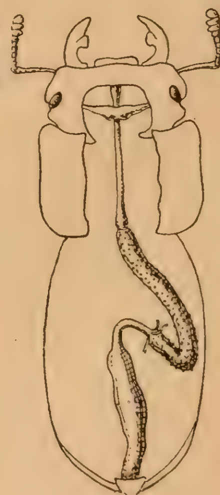
Si, comme nous l'avons fait précédemment, nous rapportons la longueur de l'intestin antérieur à la racine cubique du poids du corps, nous obtenons une série de coefficients, comparables d'une espèce à l'autre : il est intéressant d'en citer ici quelques-uns, se rapportant aux espèces typiques des plus grandes familles :

Carnivores	*Coccinella septempunctata*	0,80
	Silpha obscura	1,36
	Ocypus olens	2,56
	Carabus auratus	3,13
	Cicindela campestris	3,64
	Dytiscus dimidiatus	4,00
	Dytiscus marginalis	4,10


Fig. 12.


Fig. 13.


Fig. 14.


Fig. 15.

Tubes digestifs de divers Coléoptères ; Fig. 12, *Cicindela campestris*, Gr. 5,3 ; Fig. 13, *Silpha obscura*, Gr. 5,3 ; Fig. 14, *Melolontha vulgaris*, Gr. 2,5 ; Fig. 15, *Dorcus parallelipipedus*, Gr. 3,3.

HERBIVORES	*Mélanotus punctolineatus*	0,66
	Geotrupes stercorarius	0,71
	Hydrous piceus	0,75
	Geotrupes mutator	0,95
	Timarcha coriaria	0,89
	Melolontha vulgaris	1,20
	Blaps mucronata	1,26
	Dorcadion fuliginator	1,43
	Otiorynchus Ligustici	2,11
	Hylobius abietis	2,86

La comparaison des deux groupes montre bien vite que l'intestin antérieur est généralement beaucoup plus long chez les

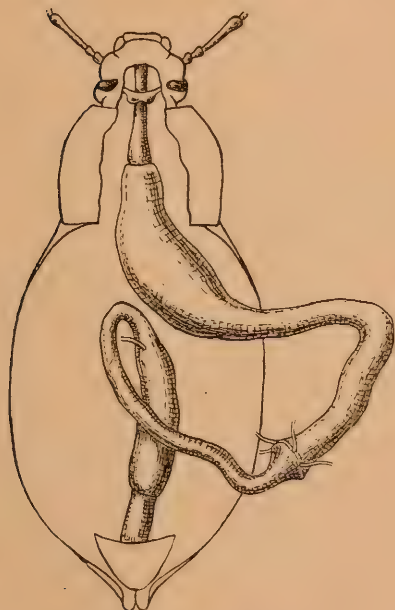


Fig. 16. — Tube digestif de *Blaps mucronata*, gr. 3,3/1.

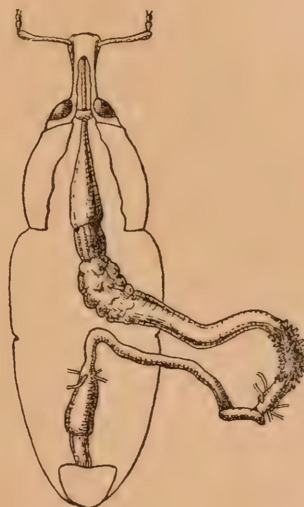


Fig. 17. — Tube digestif d'*Hylobius abietis*, gr. 5,3/1.

carnivores que chez les herbivores. Cette plus grande longueur va de pair avec une différenciation plus accusée ; c'est en effet dans les deux grandes familles des Carabides et des Dytiscides que l'on constate la division la plus parfaite en régions histolo-

giquement et fonctionnellement distinctes ; elles assurent chez ces Insectes un mode de digestion tout spécial, puisque la solubilisation des aliments a lieu chez eux, non pas dans l'intestin moyen sécréteur des sucs, mais dans l'intestin antérieur, véritable réservoir à digestion. Chez les Staphylins et les Silphes où le travail digestif est certainement facilité par l'état de décomposition d'une nourriture souvent en partie putréfiée, les dispositions de l'appareil sont plus simples et l'intestin antérieur reprend son rôle de simple tube vecteur.

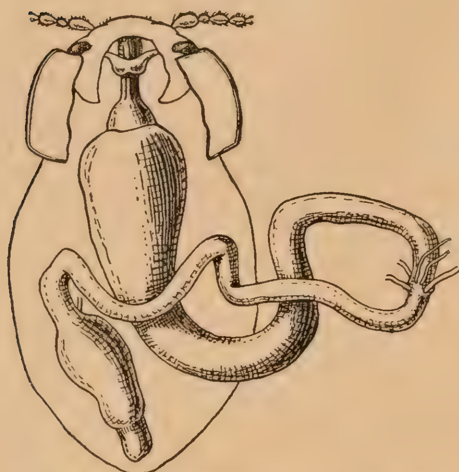


Fig. 18. — Tube digestif de *Timarcha coriaria*. Gr. 5,3/1.

Chez les types herbivores, il est le plus souvent très simple et très court. Mais si l'on veut comparer entre eux tous les Coléoptères, eu égard à la longueur et au degré de différenciation de leur intestin antérieur, on ne peut pas, à mon sens, les classer sur une seule échelle continue dont les types végétariens formeraient la base et les carnivores le sommet ; il faut les considérer comme se rangeant en deux séries distinctes, dans chacune desquelles on trouve réalisée la différenciation de l'intestin antérieur en portions distinctes. Poussée moins loin, sans doute, que chez les Carabides et les Dytiscides, cette différenciation, parmi les herbivores, s'observe chez les Charançons qui sont pourvus d'un œsophage tubulaire, d'un jabot dilaté et d'un gésier bien constitué.

Dans chacune de ces deux séries, nous étudierons plusieurs types qui nous permettront de prendre une idée suffisante de la structure histologique générale de l'intestin antérieur et des variations de cette structure chez les Coléoptères. Auparavant nous décrirons la constitution du pharynx qui se présente

chez tous les Coléoptères avec des caractères à peu près identiques.

Pharynx. — On désigne sous le nom de pharynx la région initiale de l'œsophage, celle qui fait suite immédiatement à la cavité buccale et qui tire ses caractères un peu spéciaux du fait des attaches musculaires qui l'unissent aux parois de la capsule céphalique.

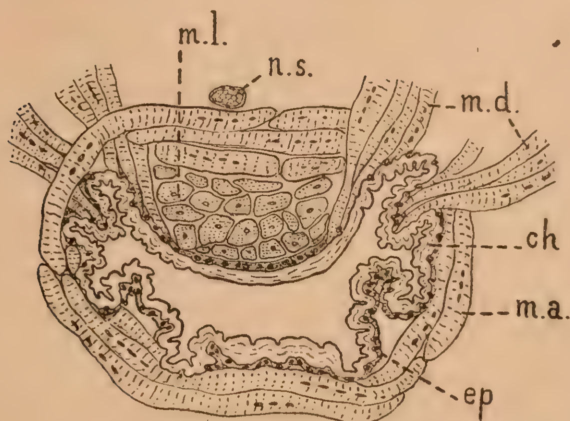


Fig. 19. — Coupe transversale du pharynx d'*Acilius sulcatus* : *ch* = intima chitineuse; *ep* = épithélium ; *ma* = couche musculaire annulaire ; *ml* = muscle longitudinal du pharynx ; *md* = muscles dilatateurs du pharynx ; *ns* = nerf sympathique. Gr. 116/1.

La structure, très constante, peut être étudiée sur une coupe transversale du pharynx d'*Acilius sulcatus* (fig. 19). Ce qui caractérise immédiatement cette région de l'intestin antérieur, c'est que la lumière en est fortement aplatie dans le sens dorso-ventral, la paroi supérieure se trouvant déprimée par un volumineux faisceau musculaire longitudinal (*ml*).

La paroi de l'organe est tapissée intérieurement par une intima chitineuse qui atteint ici, chez *Acilius*, une épaisseur relativement grande (12 μ) ; au-dessous d'elle l'épithélium est très réduit et presque uniquement reconnaissable aux petits noyaux logés dans les fins replis de la chitine.

Dans tout l'intestin antérieur, nous trouverons la tunique musculaire composée de deux couches : l'une interne, longitudi-

nale, souvent discontinue ; l'autre externe, à disposition annulaire. Ici, la couche interne n'est représentée que par un épais faisceau dorsal, très constant, de fibres longitudinales, lequel a été décrit sous le nom de *muscle longitudinal du pharynx* (*ml*). La tunique musculaire annulaire, formée de deux ou trois fibres, enveloppe tout l'organe ; elle est transpercée par les fibres des *muscles dilatateurs du pharynx* (*md*), qui, fixés d'une part sur la paroi épithélio-chitineuse du pharynx, vont s'insérer d'autre part sur celle de la capsule céphalique.

Intestin antérieur de Carabus auratus. — Chez les Cicindélides, les Carabides et les Dytiscides, l'intestin antérieur se présente avec un haut degré de différenciation, et une longueur relative considérable. Maintes fois décrit depuis Ramdohr (1811) chez les Dytiscides, dont les grandes espèces ont le plus fréquemment servi d'objet d'étude aux anatomistes, il offre dans les trois familles même forme générale, même division en trois portions caractéristiques, œsophage, jabot et gésier. Son aspect et sa longueur varient beaucoup suivant l'état de réplétion ou de vacuité du jabot, qui constitue à lui tout seul la majeure partie de l'intestin antérieur. Ce jabot n'est qu'un élargissement de l'œsophage, et l'on passe progressivement de celui-ci à celui-là. Il a la forme d'un sac conique, à base située en arrière, à parois très plissées sur elles-mêmes et d'aspect gaufré quand l'animal est à jeun. Après les repas, au contraire, le sac est fortement distendu, occupe un volume considérable et se prolonge loin dans l'abdomen : mais il montre alors en son milieu une constriction transversale (« Kropftaille ») comme s'il était, à ce niveau, serré par un lien.

La base du jabot est en quelque sorte excavée, pour recevoir et loger le gésier ; autrement dit la paroi du jabot se prolonge en un repli annulaire tout au pourtour du gésier, de telle sorte que celui-ci paraît enchâssé par sa partie supérieure dans la base du jabot. Globuleux et musculaire, le gésier est en outre entouré sur le reste de sa surface par du tissu adipeux. Un court canal, assez grêle, le réunit à l'intestin moyen.

Pour étudier la structure histologique de ces différentes régions, nous nous adresserons à une espèce choisie de préfé-

rence parmi les Carabides, *Carabus auratus*, les Dytiscides ayant été déjà l'objet de nombreuses descriptions.

L'œsophage et le jabot du Carabe présentent des caractères de structure identiques, qu'il nous suffira d'étudier sur une portion d'une coupe transversale du jabot (fig. 20). On y voit, de dedans en dehors : 1° l'intima chitineuse ; 2° l'épithélium ; 3° des faisceaux musculaires longitudinaux ; 4° une ceinture musculaire annulaire.

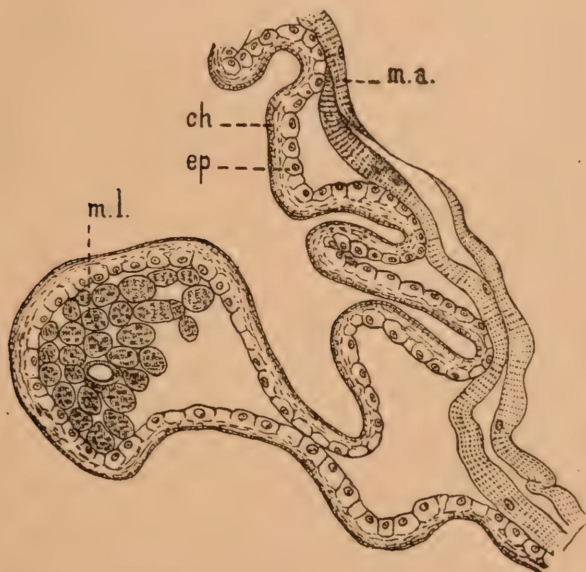


Fig. 20. — Portion d'une coupe transversale de la paroi du jabot chez *Carabus auratus* : *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *ml* = faisceaux musculaires longitudinaux ; *ma* = couche musculaire annulaire. Gr. 280/1.

L'intima est peu épaisse (3 μ) ; on y peut distinguer deux couches, l'une superficielle et de couleur naturelle jaunâtre, l'autre profonde, incolore et se teignant légèrement en violet par l'hémalun.

L'épithélium est formé de petites cellules à peu près cubiques, hautes de 8 μ, à protoplasme clair, peu colorable. La surface épithéliale, appliquée contre la chitine, ne forme pas une ligne droite, chaque cellule proéminant un peu dans l'intima, de telle sorte que celle-ci paraît mouler la surface des cellules.

Il existe six faisceaux musculaires longitudinaux (*ml*) occupant autant de replis formés par l'épithélium. On se rend compte sur les coupes que ces six faisceaux, ainsi que les replis qui les renferment, ne sont pas égaux en volume : du côté dorsal ils sont plus grêles ; — plus gros et plus saillants, au contraire, du côté ventral. Au centre de chaque faisceau musculaire, courent, dans le même sens que les fibres, une ou deux trachées assez grosses.

La ceinture musculaire annulaire enveloppe tout l'organe, sans pénétrer dans les replis épithéliaux ; elle est formée de une à trois fibres, et son épaisseur moyenne est de 20 μ.

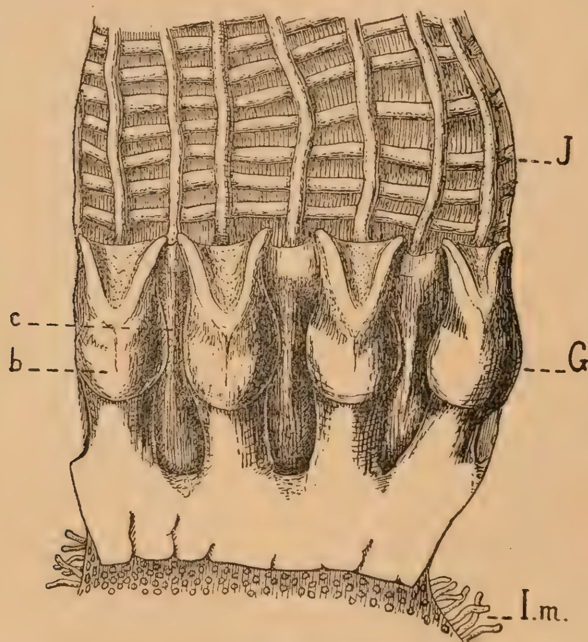


Fig. 21. — Gésier de *Carabus auratus* ouvert et étalé pour montrer la constitution interne ; J = jabot ; G = gésier ; Im = intestin moyen ; *b* = bourrelet musculaire ; *c* = carène chitineuse. Gr. 20/1.

Nous allons retrouver dans la structure du *gésier*, les quatre couches essentielles que nous venons de décrire dans le jabot. Mais nous devons d'abord étudier sa constitution morphologique sur l'organe ouvert et étalé (fig. 21).

Ce qui frappe avant tout, lorsqu'on examine le gésier du Carabe par sa face interne, c'est la présence de quatre gros bourrelets (*b*), fortement saillants et qui, on le comprend, doivent réduire considérablement la lumière de l'organe. La face supérieure de chacun de ces bourrelets, celle qui regarde vers la cavité du jabot, est triangulaire, un peu excavée et inclinée vers le centre du gésier. Le corps du bourrelet est régulièrement arrondi, fortement saillant dans sa partie moyenne, plus réduit et de moins en moins proéminent dans sa partie inférieure.

Alternant avec ces quatre bourrelets et s'élevant au fond de leurs intervalles, quatre carènes chitineuses allongées (*c*) contribuent aussi à réduire la lumière de l'organe. La surface des bourrelets arrondis et celle des carènes chitineuses sont hérissées de soies chitineuses jaunâtres, toutes dirigées la pointe en arrière et qui forment à la paroi interne un revêtement brunâtre, d'aspect soyeux, tout à fait caractéristique.

Inférieurement le gésier se continue par une région d'aspect lisse qui constitue l'extrême limite de l'intestin antérieur et se prolonge même très légèrement sous forme de valvule dans l'intestin moyen.

Pratiquons maintenant, au niveau de la région moyenne du gésier, une coupe transversale. La figure 22 représente une telle coupe ; on peut voir que, dirigée un peu obliquement, elle rencontre sur l'un des côtés, le repli postérieur annulaire de la paroi du jabot (J.).

Nous y retrouvons les quatre bourrelets saillants sous forme de massues globuleuses, étroitement pédiculées, ainsi que les quatre carènes chitineuses, qui ont ici l'aspect de larges dents triangulaires. Ces dents représentent de simples épaississements locaux de l'intima chitineuse qui tapisse toute la lumière intestinale.

Absolument homogène sur toute la surface interne du gésier, faiblement colorable par l'hémalun, le vert lumière, l'intima ne présente suivant les endroits que des différences d'épaisseur : sur les bourrelets saillants, dont la masse interne est constituée par un épais faisceau de fibres musculaires longitudinales, elle présente une épaisseur régulière relativement faible (20 μ) ; à la base des mêmes bourrelets, au niveau de leur pédicule grêle, elle n'a plus que 6 μ ; par contre, dans les

intervalles compris entre les bourrelets, là où elle forme une large carène, visible sur la coupe sous forme d'une grosse dent triangulaire, son épaisseur maxima, mesurée au niveau de la pointe de la dent, atteint 245 μ. On conçoit qu'une pareille masse de chitine, quelle que soit l'élasticité qu'on suppose à cette substance, offre une grande résistance aux déformations musculaires de la paroi ; aussi les quatre zones occupées par les carènes chitineuses représentent des parties rigides, intercalées entre les zones essentiellement mobiles et déformables que représentent les bourrelets musculaires.

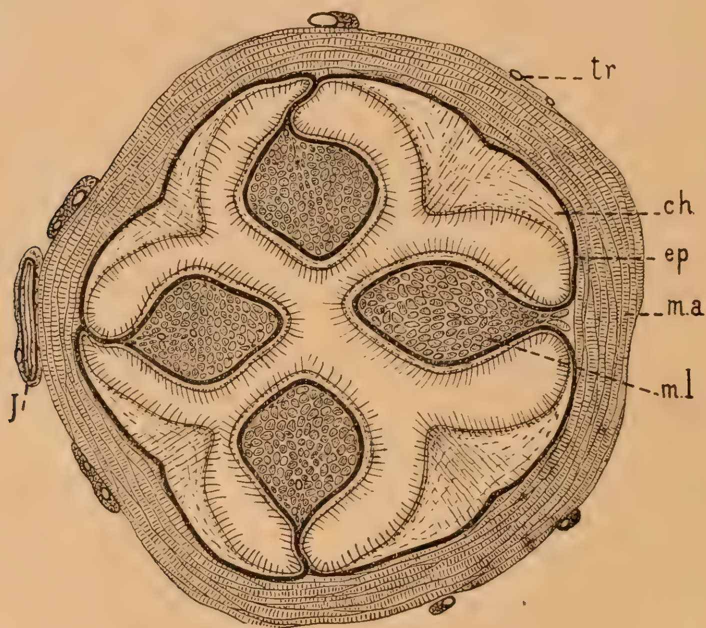


Fig. 22. — Coupe transversale du gésier de *Carabus auratus* : *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium (représenté par un simple trait noir) ; *ml* = faisceaux musculaires longitudinaux ; *ma* = couche musculaire annulaire ; *tr* = trachées ; J = prolongement du jabot. Gr. 56/1.

Sur toute la surface de l'intima sont implantées des soies chitineuses, de couleur jaunâtre, dont on voit très bien, sur les coupes, la racine d'implantation, s'enfonçant dans l'intima jusqu'à une petite distance de la surface.

L'épithélium, situé au-dessous de l'intima chitineuse, se pré-

sente partout avec les mêmes caractères. Il est formé de petites cellules, rappelant assez celles du jabot, peu colorables, avec un petit noyau ovale. Sa hauteur n'est que de 10 μ en moyenne (1).

La masse principale des quatre bourrelets est formée par un épais faisceau de fibres musculaires longitudinales. On y découvre plusieurs fines trachéoles et généralement un petit tronc trachéen principal, situé à quelque distance de la base du massif. Au niveau de leur partie la plus saillante, les bourrelets sont portés par un mince pédicule dans lequel les deux parois épithéliales, doublées par l'intima, sont au contact l'une de l'autre : de la sorte, le faisceau musculaire longitudinal est complètement séparé de la ceinture de fibres annulaires qui entoure tout le gésier. Mais lorsqu'on se rapproche de l'intestin moyen et que la saillie des bourrelets s'abaisse, leur base s'élargit, les deux parois épithéliales formant le pédicule s'écartent de plus en plus largement l'une de l'autre, et les muscles longitudinaux arrivent au contact des muscles annulaires. Ils ne représentent d'ailleurs pas autre chose que la couche typique de fibres longitudinales propre à l'intestin antérieur, laquelle s'est fragmentée ici en muscles bien distincts localisés dans les seules zones de la paroi qu'un épais dépôt de chitine ne rendait pas impropres à toute déformation.

Les fibres musculaires annulaires forment une ceinture puissante, atteignant 140 μ d'épaisseur ; extérieurement à elle, la coupe rencontre des troncs trachéens et des lambeaux de tissu adipeux.

Le passage du gésier à l'intestin moyen se fait par une région très modifiée, tubulaire, étroite, à surface interne lisse. Elle est caractérisée par un épithélium élevé, entourant une lumière étroite, et formé de cellules cylindriques très grêles, hautes de 55 μ. L'intima est très mince (3,5 μ). Il existe une couche continue de fibres musculaires longitudinales, et une couche de fibres annulaires un peu plus forte que la précédente. La paroi ainsi constituée s'enfonce un peu à l'intérieur de l'intestin moyen, formant comme une sorte de valvule à lumière étroite.

(1) En raison de cette faible hauteur, il a été représenté sur la figure 22 par un simple trait noir.

Intestin antérieur d'Ocypus olens. — *L'œsophage* et le *jabot* présentent chez *Ocypus olens* une paroi d'une extrême minceur et d'une très grande simplicité. Elle n'est formée que de trois couches dont l'épaisseur totale atteint seulement 7 à 8 μ.

Revêtu d'un mince liseré chitineux, l'épithélium apparaît sous forme d'une couche protoplasmique dans laquelle on ne distingue pas de limites cellulaires et où l'on aperçoit de distance en distance des noyaux ovales, couchés parallèlement à la surface de la paroi. La tunique musculaire n'est représentée que par une seule fibre annulaire.

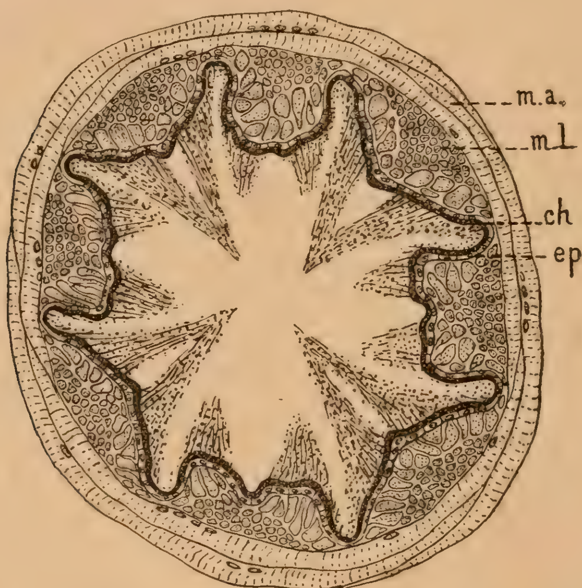


Fig. 23. — Coupe transversale du gésier d'*Ocypus olens* : *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *ml* = faisceaux musculaires longitudinaux ; *ma* = couche musculaire annulaire. Gr. 86/1.

Lorsqu'on suit une série de coupes transversales du *jabot* vers le point de passage au *gésier*, on voit apparaître plusieurs modifications structurales qui aboutissent à la constitution de ce dernier. Tandis que chez les Carabides et les Dytiscides, le gésier est caractérisé à la fois par le développement des bourrelets musculaires longitudinaux et par l'épaisseur de l'appareil chitineux, chez l'*Ocypus*, l'intima chitineuse reste

partout relativement mince et ce sont les muscles longitudinaux qui donnent surtout à l'organe ses caractères particuliers (fig. 23).

Il existe huit grandes saillies musculaires proéminant dans la lumière de l'intestin. Elles sont de deux sortes qui alternent régulièrement ; les unes ont une forme générale triangulaire, avec un sommet s'avançant dans la lumière ; les autres ont une surface plane généralement déprimée au milieu. Désignons-les, pour la commodité du langage, les premières sous le nom de saillies de premier ordre, les autres sous le nom de saillies de deuxième ordre.

Les unes et les autres portent à leur surface de longues soies cornées jaunâtres dirigées vers l'arrière et qu'une coupe transversale rencontre obliquement pour la plupart. Elles sont implantées sur la chitine, sauf au niveau du milieu des saillies où elles manquent. Celles qui sont portées sur chaque saillie de second ordre forment deux touffes isolées l'une de l'autre ; celles qui sont portées sur les saillies de premier ordre forment deux faisceaux beaucoup plus longs qui se rejoignent par leur sommet dans la lumière intestinale.

L'épaisseur de la chitine varie entre 3 et 8 μ. Elle présente deux couches superposées, dont la plus superficielle se colore en noir intense par l'hématoxyline. L'épithélium est très bas et rappelle beaucoup celui du jabot.

Les massifs de fibres musculaires longitudinales qui remplissent les bourrelets saillants de la paroi se laissent décomposer en deux parties distinctes : à la base du bourrelet, adossé contre la ceinture de muscles annulaires, se trouve un groupe très dense de petites fibres musculaires coupées transversalement ; au sommet du bourrelet, c'est-à-dire sous l'épithélium, se trouvent de grosses fibres que la coupe rencontre en direction oblique et qui paraissent se fixer sur la paroi épithélio-chitineuse.

Extérieurement, la ceinture de fibres musculaires annulaires est bien développée, sans être très puissante, son épaisseur moyenne n'est en effet que de 60 μ.

Intestin antérieur de Silpha obscura. — L'intestin antérieur subit chez les Silphes une différenciation beaucoup moins



accusée que chez les précédents carnivores, Carabes, Dytiques, Staphylins, etc. ; et c'est à peine si l'on peut parler ici d'un jabot et d'un gésier distincts. Cependant l'œsophage est légèrement dilaté, et la portion terminale de l'intestin antérieur présente de légers épaississements chitineux, pilifères, et surtout les épais faisceaux musculaires longitudinaux qui caractérisent le gésier des Coléoptères carnivores.

La paroi du *jabot* à l'état de vacuité offre huit replis, plus ou moins réguliers. Revêtu d'une intima chitineuse d'épaisseur assez constante (10 μ), l'épithélium est formé de petites cellules cylindriques très régulières, hautes de 15 μ, pourvues d'un noyau ovale. La musculature longitudinale n'est représentée que par deux ou trois fibres placées à la base des replis ; deux fibres annulaires forment à l'organe une ceinture continue, épaisse de 12 μ.

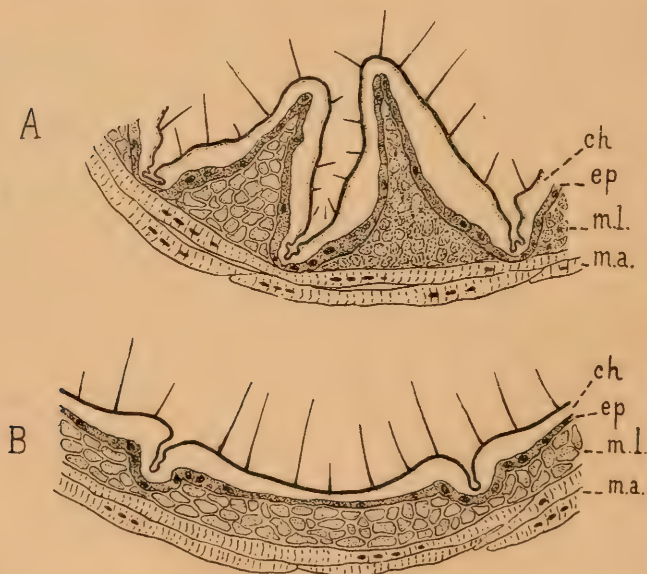


Fig. 24. — Une portion de la paroi du gésier de *Silpha obscura*, en coupe transversale. A : l'organe est à l'état de vacuité ; B : il est à l'état de réplétion ; *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *ml* = muscles longitudinaux ; *ma* = couche musculaire annulaire. Gr. 183/1.

La structure du *gésier* ne diffère de celle du jabot que par une plus forte épaisseur de chitine et l'apparition de volumi-

neux faisceaux musculaires longitudinaux. Comme le jabot, le gésier est assez dilatable, et les huit replis saillants formés par l'intima et l'épithélium et comblés par les muscles longitudinaux peuvent s'effacer complètement dans l'état de réplétion de l'organe.

Au contraire, dans l'état de vacuité, ces replis font fortement saillie dans la lumière et présentent une forme assez régulièrement triangulaire. La fig. 24 rend compte de ces deux aspects.

L'intima chitineuse, sur laquelle s'implantent de très larges soies de couleur jaunâtre, est relativement très mince au sommet aigu des replis et acquiert au contraire son maximum d'épaisseur sur les flancs de ces replis au voisinage de la base.

L'épithélium est ici beaucoup plus aplati que dans le jabot et ne mesure en moyenne que 6 μ. Cette faible hauteur de l'épithélium dans le gésier est un caractère local que nous avons déjà observé.

Les fibres musculaires longitudinales remplissent tout l'intérieur des replis saillants de la paroi. En dehors de ces faisceaux longitudinaux, une ou deux fibres annulaires entourent le gésier, auquel elles forment une ceinture épaisse de 15 μ.

Intestin antérieur des Coléoptères hétéromères et tétramères. — Les Silphes nous ont offert, dans la série des Coléoptères carnivores, l'exemple d'un intestin antérieur relativement très simplifié et nous ont conduit ainsi à l'intestin antérieur des Coléoptères herbivores qui prend généralement la forme d'un court œsophage, sans dilatation ni différenciation d'aucune sorte. Tel nous le rencontrons chez les Ténébrionides, les Cérambycides et les Chrysomélides, et nous aurons une bonne idée de sa structure en l'étudiant par exemple chez *Blaps mucronata*.

Sur une coupe transversale (fig. 25), l'œsophage de *Blaps mucronata* montre de grands replis internes. L'intima est très épaisse (22 μ); elle laisse reconnaître, au-dessus de la couche fondamentale qui la constitue, une couche superficielle très mince, très fortement colorable et à surface entièrement lisse et glabre. L'épithélium est formé de petites cellules cylindri-

ques, dont la hauteur moyenne est de 22 μ ; leurs limites sont très nettes, et leurs noyaux ovales très chromatiques.

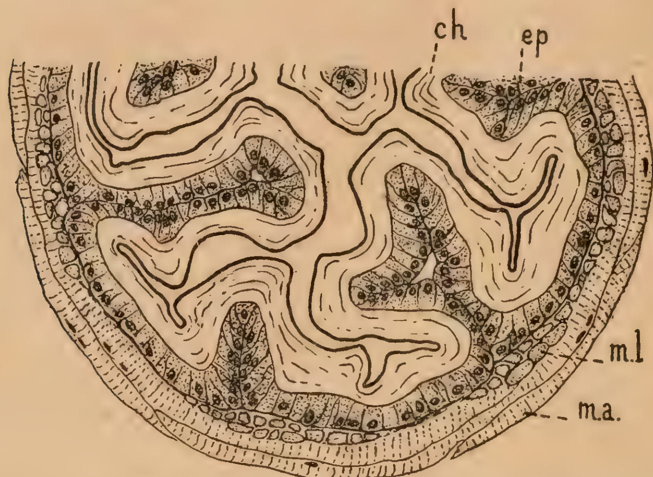


Fig. 25. — Coupe transversale de l'œsophage de *Blaps mucronata* : *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *ml* = muscles longitudinaux ; *ma* = couche musculaire annulaire. Gr. 165/1.

La tunique musculaire comprend les deux couches typiques, l'une interne, discontinue, de fibres longitudinales ; l'autre externe, formée de deux ou trois fibres annulaires. L'épaisseur totale de la tunique est en moyenne de 40 μ.

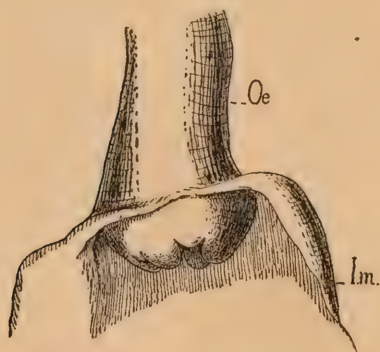


Fig. 26. — Terminaison de l'intestin antérieur dans l'intestin moyen chez *Blaps mucronata* : *Oe* = œsophage ; *Im* = intestin moyen. Gr. 15/1.

A son extrémité inférieure, cet œsophage subit une petite modification qui aboutit à la disposition anatomique représentée par la figure 26. La paroi s'épaissit assez fortement par développement de la tunique musculaire, surtout des fibres musculaires longitudinales. Elle forme alors huit replis, dont quatre grands et quatre petits alternant deux à deux, et ces replis, se prolongeant à l'extrémité inférieure de

l'œsophage, limitent l'orifice par lequel ce dernier communique avec l'intestin moyen.

Un sillon annulaire, appartenant à la cavité de l'intestin moyen, entoure cette sorte de valvule, qui ne peut en aucune façon être assimilée à un gésier fonctionnel, bien qu'en étant l'équivalent morphologique.

Œsophage de Melolontha vulgaris. — L'intestin antérieur des Lucanides et des Scarabéides, assez long chez les premiers, très court au contraire chez les seconds, n'offre point de différenciation macroscopique et constitue un simple tube de passage pour les aliments. Mais il mérite une description particulière, à cause de la présence, dans sa paroi, de cellules glandulaires spéciales, depuis longtemps décrites par SIRODOT (1858) et ordinairement désignées sous le nom de *glandes salivaires* ou *cellules de Sirodot*. L'épithète de salivaires est probablement abusive, appliquée à ces glandes dont WERTHEIMER (1887) a constaté aussi la présence dans le rectum. Leur rôle physiologique reste tout à fait problématique.

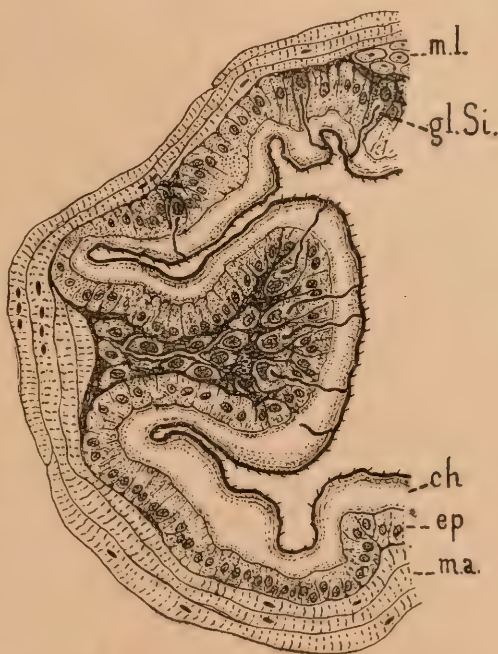


Fig. 27. — Une moitié d'une coupe transversale de l'œsophage de *Melolontha vulgaris* ; *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *gl.Si* = cellules de Sirodot ; *ml* = muscles longitudinaux ; *ma* = couche musculaire annulaire. Gr. 146/1.

Il convient d'étudier la structure de l'intestin antérieur de *Melolontha vulgaris*, à l'aide d'une coupe transversale (fig. 27)

de l'œsophage, pratiquée au niveau du collier nerveux périœsophagien ; à ce niveau en effet les cellules glandulaires sont particulièrement abondantes.

Ce qui frappe tout d'abord sur cette coupe, c'est la présence de deux replis de l'épithélium, épais et volumineux, situés latéralement et qui, s'avançant en regard l'un de l'autre, oblitèrent en grande partie la lumière de l'organe. Il existe d'autres replis de moindre importance, parmi lesquels l'un deux, exactement dorsal et assez saillant, m'a paru être le plus constant.

L'intima très épaisse comprend deux couches, dont la plus superficielle, relativement très mince et très colorable, porte de nombreuses petites épines implantées à intervalles réguliers. L'épaisseur moyenne de cette intima est de 20 μ.

L'épithélium est formé de cellules cylindriques, hautes de 20 μ, pourvues d'un gros noyau ovale dont le contenu chromatique est peu dense. C'est dans cet épithélium, et débordant au-dessous de lui, que sont intercalées les *cellules de Sirodot*. Elles sont surtout abondantes dans les deux grands replis latéraux, ainsi que dans la partie dorsale de l'épithélium ; elles sont au contraire beaucoup plus clairsemées du côté ventral. Ces éléments, déjà décrits bien des fois, sont surtout remarquables par le long canal chitineux, plus ou moins sinueux, qui s'en échappe et, traversant toute l'épaisseur de l'intima, va s'ouvrir dans la lumière intestinale. La chitine qui forme ce canal prend intensément les colorants basiques (hématoxyline, rouge Magenta, safranine) ; elle se rapproche beaucoup par ce caractère de la chitine formant la couche superficielle de l'intima, et doit être de même nature qu'elle.

Le noyau de ces cellules évidemment glandulaires est assez volumineux et souvent tronqué à l'un de ses pôles ; contre cette extrémité tronquée s'appuie une petite vacuole qui renferme l'extrémité d'origine du canal excréteur chitineux. La vacuole est peu visible sur les coupes de tissus fixés aux liqueurs osmiques ; le corps cellulaire renferme alors des gouttelettes brunâtres, qui pourraient bien être du matériel sécrétoire élaboré.

On verra par l'examen de la figure 27 que ces cellules, là où elles sont abondantes, comme par exemple au niveau des deux grands replis latéraux, détruisent la régularité de l'épithélium. Entre elles s'insinue du tissu conjonctif qui se condense à la

partie inférieure de l'épithélium en une membrane basale très nette.

A la base du repli, on voit pénétrer, de l'extérieur, de véritables canaux aériens, ramifications des trachées et des vésicules trachéennes qui courent à la surface du tube digestif. Sur certaines coupes favorables, on peut voir la communication directe des canaux trachéens intra-pariétaux avec les vésicules extra-pariétales. En même temps que les trachées, les grosses cellules adipeuses qui revêtent ces dernières, pénètrent aussi dans le repli épithélial et y forment une sorte de tissu conjonctif à gros éléments, pourvus de volumineux noyaux très chromatiques, tissu qui remplit toute la base du repli.

La couche des fibres musculaires longitudinales est très réduite. Quelques fibres se rencontrent à la base des replis, et l'on peut voir notamment un faisceau très constant, situé à la base du repli dorsal.

La ceinture de fibres musculaires annulaires est assez forte; composée de trois ou quatre fibres, elle atteint une épaisseur de 40 μ.

Les cellules de Sirodot, qui impriment à l'œsophage des Mélolonthiens son caractère spécial, se retrouvent chez *Dorcus parallelipipedus* que j'ai étudié comme type des Lucanides ; elles forment même chez cette espèce, dans la partie antérieure de l'œsophage, de véritables massifs glandulaires qui font saillie en dehors de la paroi œsophagienne.

Intestin antérieur d'Otiorynchus ligustici. — L'intestin antérieur des Curculionides, très long, laisse reconnaître les trois régions différenciées que nous ont montrées les Coléoptères carnivores, les Carabides par exemple.

La structure de l'*œsophage* et du *jabot* offre même d'assez grandes ressemblances avec celle d'un jabot de Carnivore. Nous pouvons l'étudier par exemple chez *Otiorynchus ligustici.*

L'intima chitineuse est épaisse, présente une surface denticulée, portant de fortes épines jaunâtres. L'épithélium est très réduit et il n'apparaît que sous forme de gros noyaux disséminés sous la chitine, intercalés entre les extrémités des fibres musculaires qui s'insèrent un peu partout sur la paroi.

La couche des fibres longitudinales est bien développée, mais

parsemée de fibres obliques qui gagnent la cuticule. La ceinture annulaire est très grêle, composée d'une seule fibre.

Quant au *gésier*, si on fend longitudinalement sa paroi et qu'on l'examine ainsi ouvert et étalé, on voit que sa paroi interne présente un aspect feuilleté, dû à la présence de lames chitineuses implantées longitudinalement les unes à côté des autres et faisant saillie dans la lumière du canal. La disposition de cet appareil chitineux peut être étudiée facilement sur une coupe transversale du gésier. La figure 28 représente la moitié d'une coupe de cet organe chez *Otiorynchus ligustici*.

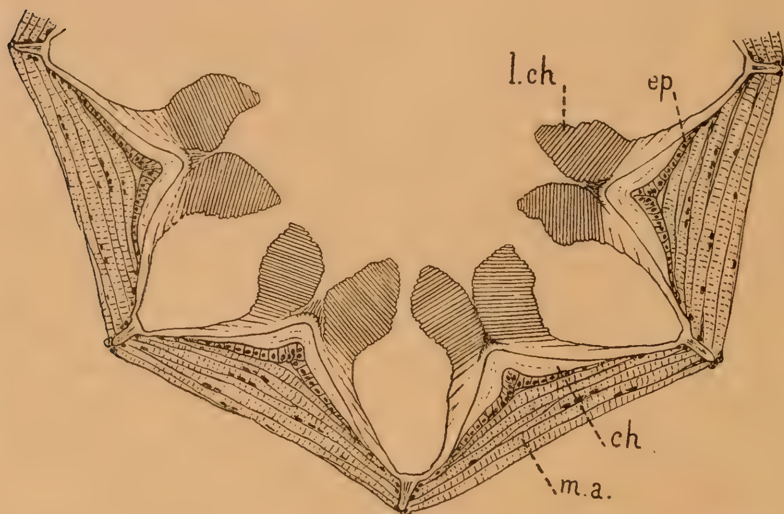


Fig. 28. — Une moitié d'une coupe transversale du gésier d'*Otiorynchus ligustici*. *l. ch* = lamelles chitineuses empilées ; *ch* = intima ; *ep* = épithélium ; *m. a.* = muscles annulaires. Gr. 103/1

On voit que les formations chitineuses tiennent dans la constitution de ce gésier une place prépondérante.

Il existe huit grands replis triangulaires de la paroi (quatre seulement sont représentés sur la figure 28) et chacun de ces replis est revêtu d'une intima, particulièrement épaisse (40 μ) au sommet même du repli. Sur ce sommet s'implante un bouquet de poils chitineux jaunâtres assez fins et, de part et d'autre, sur les flancs du repli, la surface de l'intima différencie un grand nombre de lamelles chitineuses, de couleur jaune bru-

nâtre, qui s'empilent en un amas d'aspect stratifié tout à fait caractéristique. Du bas en haut de cette pile de lamelles, c'est-à-dire de la paroi vers l'axe central du canal, les lamelles diminuent de largeur, comme si elles s'usaient réciproquement par frottement d'une pile sur l'autre, dans les mouvements de contraction du gésier.

Sous l'intima, dans chaque repli, se trouve un épithélium très net, haut de 12 μ au sommet du repli et qui s'amincit progressivement sur les flancs jusqu'aux sillons séparant les replis. Au niveau de ces sillons, l'intima forme une apophyse très curieuse, dirigée vers l'extérieur, et qui sert de surface d'insertion pour les fibres de la tunique musculaire. L'épithélium double cette apophyse, mais il est alors très réduit, reconnaissable seulement aux noyaux intercalés entre les extrémités des fibres musculaires venant s'insérer sur la chitine.

L'organe ne possède pas de musculature longitudinale. Mais à chacun des huit secteurs qui composent la paroi, correspond un faisceau de fibres musculaires tangentielles s'insérant par leurs deux extrémités sur les apophyses chitineuses qui limitent le secteur. Chacun de ces faisceaux se compose de cinq ou six fibres.

J'ai vérifié chez quelques espèces que cette structure restait la même, dans ses traits essentiels, chez beaucoup de Charançons. Par exemple, chez *Molytes coronatus*, le gésier ne diffère de celui d'*Otiorynchus* que par l'existence d'une fibre musculaire annulaire qui, passant en dehors des extrémités des apophyses chitineuses, forme à tout l'organe une ceinture continue.

Placés au sommet de l'échelle de différenciation de l'intestin antérieur chez les herbivores, les Curculionides ont un gésier dont les caractères de constitution se distinguent nettement de ceux réalisés chez les carnivores : tandis que chez ceux-ci, les muscles longitudinaux entrent pour une part importante dans la structure de la paroi, chez ceux-là ils font défaut, et c'est exclusivement à des formations chitineuses extrêmement développées que le gésier doit son aspect caractéristique. Quant aux muscles annulaires, leur importance va de pair avec celle de l'appareil chitineux : c'est une loi dont l'étude de l'intestin postérieur nous fournira bien d'autres exemples.

CHAPITRE IV

L'INTESTIN MOYEN

La constitution de la paroi de l'intestin moyen est d'une très grande simplicité ; on peut dire qu'elle se réduit à un épithélium, tellement les éléments musculaires y tiennent une place peu importante. Nous sommes loin ici des dispositions anatomiques compliquées, créées par le développement et la différenciation de l'intima chitineuse et dont le gésier des Coléoptères nous fournit plusieurs exemples. Cependant l'intestin moyen est de toutes les régions du tube digestif celle qui a suscité le plus de recherches ; étudiée dans de nombreuses monographies, chez les Coléoptères même, elle est certainement la mieux connue, ainsi qu'on a pu s'en rendre compte par l'exposé historique que j'ai fait dans un précédent chapitre.

C'est que cette région moyenne de l'intestin des Insectes présente en effet des phénomènes histo-physiologiques du plus haut intérêt ; elle se prête merveilleusement à l'étude de la sécrétion et de l'excrétion cellulaire, de la dégénérescence et de la régénération épithéliale. Elle manifeste une grande activité glandulaire et ses éléments exercent sur les matières alimentaires une puissance de transformation, qui contraste avec le rôle inactif des cellules chitinisées de l'intestin antérieur ou postérieur.

L'intestin moyen est donc bien la portion vraiment digestive du tube intestinal, et nous n'éprouvons dans ces conditions aucune difficulté à comprendre pourquoi il est la seule des trois régions intestinales qui s'adapte par sa longueur, c'est-à-dire en somme par l'étendue de sa surface active, à la nature du

régime alimentaire. J'ai suffisamment établi cette relation au chapitre II de la présente partie pour qu'il soit inutile d'y revenir maintenant.

En ce qui concerne sa structure, l'intestin moyen chez les Coléoptères présente deux types principaux, en dehors desquels il n'éprouve que des variations insignifiantes : le premier type est réalisé chez les Coléoptères carnivores (Cicindélides, Carabides, Dytiscides, Staphylinides, Silphides), le second dans les familles végétariennes (Lucanides, Scarabéides, Ténébrionides, Curculionides, Cérambycides, Chrysomélides). J'ai étudié l'intestin moyen chez de nombreuses espèces, choisies dans ces différentes familles. Mais ce serait vouloir tomber dans des redites inutiles que de le décrire dans toutes ces espèces et je me bornerai aux deux typès que je viens d'opposer, préférant entrer pour chacun d'eux dans quelques détails sur les processus histo-physiologiques dont l'épithélium intestinal est le siège.

Je prendrai comme exemple d'intestin moyen chez les Carnivores celui de *Carabus auratus* et, comme exemple chez les herbivores, celui de *Melolontha vulgaris*. Mais il convient d'exposer d'abord les faits concernant le second type, qui se présente avec des caractères plus simples et des aspects plus facilement lisibles.

Intestin moyen de Melolontha vulgaris. — L'intestin moyen se montre constitué par un épithélium très haut, à la base duquel on observe, de dedans en dehors, une mince couche conjonctive, une couche musculaire annulaire, et des fibres musculaires longitudinales. L'épithélium est la partie réellement importante de cette paroi.

Examiné sur une coupe transversale, cet épithélium présente un aspect assez ondulé, dû à l'alternance de parties saillantes dans la lumière et de parties basses. Ces dernières correspondent à des diverticules de la paroi constitués par de jeunes cellules en voie de multiplication plus ou moins active (*cryptes de régénération*) ; les parties plus saillantes correspondent au contraire aux régions de la paroi ne portant pas de cryptes, intercalées entre les cryptes et formées par les cellules les plus âgées de l'épithélium. Le renouvellement progressif de ces cellules âgées

par les cellules issues des foyers de régénération est aujourd'hui une théorie classique.

Les figures 29 et 30 représentent les deux aspects sous lesquels peut se présenter l'épithélium. Il est formé de longues cellules cylindriques dont la hauteur atteint 110 μ. Assez grêles, serrées les unes contre les autres, avec un pied généralement aminci et le sommet légèrement dilaté, elles présentent vers la moitié de leur hauteur un noyau ovale, quelquefois assez allongé, en raison même de la minceur de la cellule comprimée entre ses voisines.

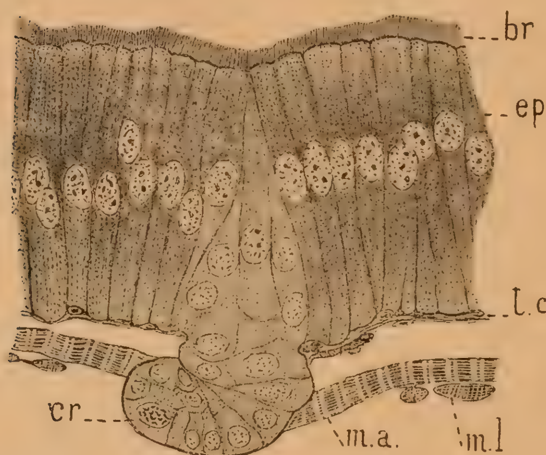


Fig. 29. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin moyen de *Melolontha vulgaris* : *ep* = épithélium ; *br* = bordure en brosse ; *tc* = tissu conjonctif ; *cr* = crypte de régénération ; *ma* = fibre musculaire annulaire ; *ml* = fibres musculaires longitudinales. Gr. 345/1.

Sur la fig. 29, on peut voir les cellules revêtues à leur surface libre d'une bordure en brosse régulière, haute de 4 à 5 μ ; aux grossissements de 1.000 à 1.300, elle paraît implantée sur une ligne sombre, qui limite le corps cellulaire et qui doit correspondre à l'alignement de corpuscules basaux, soit que ces corpuscules ne puissent être distingués aux grossissements dont je disposais, soit qu'ils soient réellement fusionnés en une plaque continue.

Le protoplasme des cellules est très dense, surtout dans la région moyenne entourant le noyau. Il ne présente pas de détails de structure très nets : cependant il paraît finement filamenteux vers la base, tandis que le sommet offre un aspect plus clair, avec des mailles protoplasmiques parfois assez visibles.

Le noyau renferme un abondant matériel chromatique sous forme de granulations assez fines qu'aux forts grossissements on peut voir reliées par un réticulum extrêmement délié. Parmi ces granulations, on distingue deux ou trois corpuscules plus volumineux, très constants, à contours irréguliers et que leur différenciation par la méthode de Mann permet de regarder comme des nucléoles vrais.

Au stade d'évolution des cellules que je viens de décrire, on peut distinguer sur quelques-unes d'entre elles, dans la partie tout à fait supérieure du corps cellulaire, une fine matière basophile, répartie dans le protoplasme ; sur des coupes colorées au rouge-magenta et picro-indigo-carmin, elle donne une apparence brun-rougeâtre au sommet de la cellule ; en tout cas, elle n'est jamais contenue dans une vacuole individualisée. A en juger par ses affinités chromatiques, elle est certainement d'origine nucléaire. Mais on ne constate jamais d'effraction de la membrane du noyau, et si la substance d'élaboration provient du noyau, elle n'en saurait provenir que par diffusion.

L'accumulation de matière basophile dans la partie distale de la cellule est l'indice de l'activité sécrétoire dont cette dernière est le siège. Elle est le prélude du phénomène de l'excrétion cellulaire qui a lieu (fig. 30) suivant le schéma classique des boules de sécrétion, tel que l'a établi Van Gehuchten (1890, 1891).



Fig. 30. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin moyen de *Melolontha vulgaris* en voie de sécrétion : *br* = bordure en brosse ; *b* = boule de sécrétion. Gr. 345/1.

On peut distinguer chez le Hanneton plusieurs types de bou-

les de sécrétion. Celles qui sont de beaucoup les plus nombreuses ont la forme de grosses vésicules arrondies, enchâssées entre les cils de la bordure en brosse et remplies exclusivement de matériel basophile (rouge Magenta) sous forme de granulations qui donnent à la vésicule une ressemblance assez marquée avec un véritable noyau. Cependant le contenu vésiculaire est moins dense que l'appareil chromatique du noyau, et les granulations y ont des contours moins nets. Sur une même coupe on peut voir tous les stades de développement de ces vésicules, d'abord à peine saillantes entre les cils de la bordure, puis de plus en plus volumineuses, jusqu'au moment où elles tombent dans la lumière.

Quelques vésicules sont portées sur une sorte de pédoncule protoplasmique, qui ne diffère en rien, comme structure et aspect, du corps même de la cellule. Une fine membrane sépare de son pédoncule la vésicule à contenu chromatique. Il semble que lors de la sécrétion, la cellule tout entière subisse une sorte de turgescence d'où naîtrait le pédoncule protoplasmique supportant la vésicule, une fois celle-ci formée.

Il existe enfin quelques boules à contenu mixte, formé de matière protoplasmique et de matière basophile ; le mélange de ces deux matières présente dans la vésicule l'aspect brunâtre qui caractérisait la partie distale de la cellule avant la formation des boules de sécrétion. Mais dans de telles vésicules, on remarque généralement une tendance des granulations basophiles à se grouper plus abondamment au pôle supérieur de la boule de sécrétion. Que l'on suppose cette séparation achevée et complétée par l'apparition d'une fine cloison transversale, et l'on aura les boules à pédoncule protoplasmique précédemment décrites. Il se pourrait que ce soit là en effet le mode de formation de ces dernières.

L'élimination, sous forme de boules de sécrétion, des produits d'élaboration cellulaire, n'entraîne qu'une usure très lente des cellules épithéliales. On n'observe jamais la desquamation de cellules isolées ni de lambeaux épithéliaux. La destruction des cellules épuisées se fait par un processus que je ne puis indiquer.

Aussi l'activité des foyers de régénération est-elle assez lente. Ces foyers occupent de petits diverticules qui font saillie à la

surface externe de l'intestin. Ils sont formés par un nombre relativement petit de cellules claires, séparées par des limites assez nettes, et dont le corps est presque tout entier occupé par un gros noyau. Dans ce dernier, la chromatine est très peu colorable, et chez le Hanneton on n'y distingue pas de nucléole, même après l'emploi de méthodes appropriées. Je dois signaler ici que dans d'autres espèces herbivores (*Molytes coronatus*, *Dorcadion fuliginator*, etc.), le nucléole, après coloration par la méthode de Mann, peut s'apercevoir déjà dans les plus jeunes cellules des cryptes.

Dans ces cryptes, la multiplication cellulaire est très lente, et tout au plus trouve-t-on de loin en loin une figure de karyokinèse.

Au-dessous de l'épithélium rampe une couche très mince de tissu conjonctif, où l'on distingue de petits éléments logés à la base des grandes cellules épithéliales. De nombreuses trachées serpentent dans cette couche conjonctive. Quant à la tunique musculaire, elle se réduit à une seule fibre annulaire, en dehors de laquelle sont disposées de distance en distance quelques fibres longitudinales.

Pareille structure se retrouve à peu près identique chez tous les types herbivores que j'ai étudiés : *Dorcus parallelipipedus*, *Blaps mucronata*, *Molytes coronatus*, *Dorcadion fuliginator*, etc. Les différences sont minimes et portent seulement sur le degré d'allongement des diverticules à cryptes, lesquels cependant restent toujours relativement courts, avec des karyokinèses rares, sur l'importance de la tunique musculaire, un peu plus forte chez *Blaps mucronata*, plus réduite au contraire chez *Molytes coronatus*, etc.

Intestin moyen de Carabus auratus. — L'intestin moyen des Coléoptères carnivores est bien connu pour l'aspect tout particulier que lui donnent de longs diverticules de sa paroi, disposés d'une façon très serrée à sa surface et terminés en culs-de-sacs à leur extrémité libre qui est occupée par un foyer de régénération. Dans les grandes familles des Cicindélides, des Carabides et des Dytiscides, les dimensions de ces diverticules permettent de distinguer deux régions dans l'intestin moyen : une région antérieure où ils sont relativement très

longs et une postérieure, à lumière généralement un peu plus étroite que la précédente, et où les diverticules sont beaucoup plus courts.

La structure histologique est essentiellement la même chez les différentes espèces, et nous pouvons l'étudier chez l'une quelconque de celles-ci, *Carabus auratus* par exemple.

Sur une coupe transversale de l'intestin moyen, pratiquée dans la moitié antérieure de ce dernier, on aperçoit les diverticules coupés en différentes directions. Quelques-uns se trouvent coupés suivant leur axe même, et leur lumière centrale communique avec la lumière de l'intestin par un col un peu rétréci, situé au niveau de la tunique musculaire. La figure 31 représente une portion d'une coupe transversale et montre la structure de la paroi, avec l'embouchure d'un diverticule.

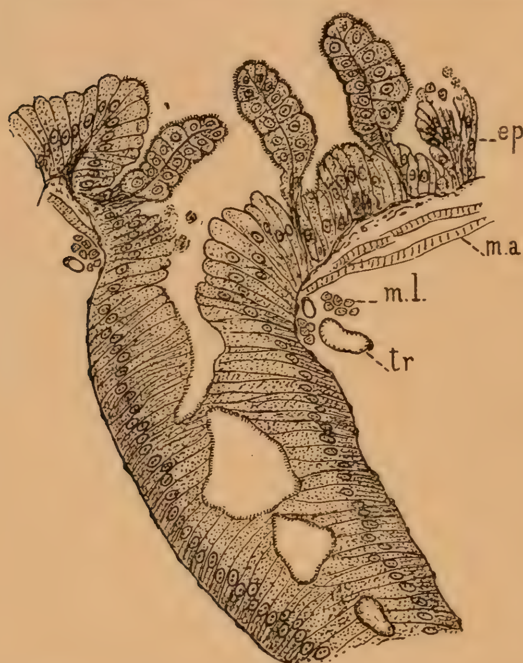


Fig. 31. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin moyen de *Carabus auratus*, montrant l'épithélium intercryptal et un diverticule glandulaire : *ep* = épithélium ; *ma* = fibres musculaires annulaires ; *ml* = fibres musculaires longitudinales ; *tr* = trachées. Gr. 116/1.

Deegener (1910) a distingué dans l'épithélium de l'intestin moyen du Dytique quatre territoires cellulaires :

1° L'épithélium intercryptal, qui borde la lumière intestinale proprement dite et s'étend partout entre les embouchures des cryptes.

2° Les portions épithéliales situées à l'embouchure même des diverticules.

3° Les cellules limitant la lumière axiale des diverticules.

4° La crypte de régénération occupant le fond du cul-de-sac.

Cette subdivision est également valable pour l'intestin de *Carabus auratus*.

L'épithélium intercryptal est ici remarquable par la présence de larges bouquets cellulaires faisant saillie dans la lumière. Ils sont formés par une double rangée de cellules cubiques, hautes de 20 μ, présentant un corps granuleux, un noyau peu colorable et une bordure en brosse assez basse (1,5 μ).

Les cellules qui s'étendent au pied de ces bouquets et qui bordent l'embouchure des diverticules sont des cellules minces, de hauteur très inégale et qui se présentent toujours avec les caractères d'éléments en voie de sécrétion : on n'y aperçoit jamais de bordure en brosse, et les cellules se montrent fréquemment décapitées, leur moitié distale tombant dans la lumière intestinale en emportant souvent le noyau. On n'assiste que rarement à la formation de véritables boules de sécrétion, et ce phénomène n'offre jamais exactement la forme que nous avons vue chez le Hanneton. Les vésicules sécrétées sont ici toujours volumineuses, toujours aussi larges que la surface libre de la cellule elle-même et ne renferment point ce contenu basophile si caractéristique des boules de sécrétion chez *Melolontha*.

Deegener, qui a fait chez le Dytique une étude méthodique de la sécrétion épithéliale dans l'intestin moyen, n'a vu les boules de sécrétion apparaître qu'à un stade bien déterminé de la digestion, soit vers 6 à 8 heures après le repas.

Par contre, la fréquence avec laquelle j'ai vu la sécrétion s'opérer par décapitation de la cellule, me laisse convaincu que l'émission des produits d'élaboration épithéliale, et en particulier des matériaux basophiles d'origine nucléaire, a lieu principalement ici suivant le mode holocrine, le noyau tout entier étant fréquemment expulsé de la cellule.

Un autre mode de sécrétion paraît s'effectuer dans les diverticules eux-mêmes ; leur cavité axiale est toujours remplie d'une matière acidophile qui est déversée dans la lumière de l'intestin ; aussi peut-on conclure avec Deegener que ces diverticules sont de véritables glandes intestinales et ne doivent pas être regardés simplement comme des amas cylindriques de jeunes cellules, produites par l'activité des cryptes de régéné-

ration et venant peu à peu remplacer dans la lumière intestinale les cellules détruites par la sécrétion holocrine.

Les éléments qui tapissent ainsi la lumière du diverticule sont de longues cellules cylindriques dont la hauteur est très inégale, de telle sorte que de distance en distance elles viennent confluer d'une paroi à l'autre au centre de la cavité axiale, celle-ci se trouvant alors décomposée en une file de petites cavités distinctes. Elles sont formées d'un protoplasme très dense, présentant sur toute la hauteur une structure filamenteuse. Quant au noyau, l'appareil chromatique s'y montre avec des caractères qui se retrouvent identiques dans l'intestin moyen de tous les carnivores.



Fig. 32. — Extrémité d'un diverticule de l'intestin moyen, montrant la crypte de régénération, chez *Silpha obscura* : *cr* = crypte de régénération. Gr. 420/1.

Toute la masse colorable est en effet condensée en un ou deux corps assez volumineux, à contours irréguliers, et d'où partent des trabécules extraordinairement fins, visibles seulement aux plus forts grossissements et qui, se répandant dans la vésicule nucléaire, paraissent en gagner la paroi. Il n'y a pas de nucléoles visibles ; on peut se demander si ce ne serait point précisément autour des nucléoles que serait venue s'agglomérer la chromatine. Je n'ai pu obtenir de préparations suffisamment claires pour me permettre d'élucider ce point.

A leur surface libre, les cellules des diverticules sont revêtues d'une bordure en brosse et, sur des préparations d'intestins fixés aux liqueurs osmiques, j'ai pu voir la matière de sécrétion acidophile qui se déverse dans la lumière du diverticule, sourdre sous forme de très fines gouttelettes à travers cette bordure.

Les cryptes de régénération consistent chez les carnivores en un épais massif de jeunes cellules embryonnaires occupant l'extrémité légèrement renflée du diverticule. Les cellules y sont beaucoup plus nombreuses et les karyokinèses plus fréquentes que dans les cryptes de régénération que nous avons rencontrées chez les herbivores. La figure 32 représente l'extrémité d'un diverticule chez *Silpha obscura*. On y aperçoit trois éléments en voie de division karyokinétique. Les jeunes cellules qui ne possèdent point encore de limites bien nettes, s'empilent et sont peu à peu repoussées en direction centripète. Elles ont un corps protoplasmique très réduit et un noyau volumineux ; ce dernier offre déjà dans son contenu les caractères qu'il conservera tout le long du diverticule glandulaire.

Les cellules du diverticule reposent extérieurement sur une mince membrane conjonctive visible sous forme d'une ligne épaisse présentant de légers renflements correspondant à de très petits noyaux. Cette membrane est extrêmement réduite chez le Silphe, on ne peut l'étudier avec quelques détails que chez les Dytiscides (*Acilius sulcatus*) où elle présente de 0,5 à 1 μ. Elle est un peu plus épaisse au sommet même du diverticule et les noyaux y sont plus abondants.

Sous la paroi épithéliale de l'intestin, dans les intervalles entre les diverticules, on voit également une couche de tissu conjonctif très grêle et, en dehors de cette dernière, une mince couche de fibres annulaires formée d'une ou deux fibres seulement. Un lacis de fibres longitudinales situées en dehors des précédentes serpente entre les diverticules ; on peut voir sur les coupes, au niveau de l'embouchure de chaque diverticule, de petits faisceaux de fibres longitudinales qui sont accompagnés de plusieurs trachées grosses et petites.

CHAPITRE V

L'INTESTIN POSTÉRIEUR

Bien des obscurités règnent encore sur les fonctions qui s'accomplissent dans l'intestin postérieur des Insectes. D'une part les physiologistes discutent pour savoir si l'absorption a lieu, partiellement ou exclusivement, dans cette région du tube digestif ; et d'autre part l'accord n'est pas davantage fait entre eux sur le rôle que jouent certaines différenciations de l'intestin postérieur, comme les *glandes rectales*, ou certains organes adjacents, comme le *cœcum* ou *ampoule rectale* des Dytiscides.

La seule fonction qu'on voit sûrement accomplie par l'intestin postérieur est celle de tube de décharge, à surface interne chitinisée, pour les produits et résidus de la digestion et pour les matériaux de la sécrétion malpighienne. C'est insuffisant pour qu'on tente de fonder sur des considérations physiologiques l'explication des variations de longueur et de structure que l'on relève pour cet organe chez les Coléoptères.

A considérer d'abord les variations de longueur, il semble bien que leur déterminisme doive pour le moment rester assez obscur. Si le régime alimentaire intervient ici, son influence est masquée par d'autres facteurs, qui doivent être beaucoup plus importants que lui. Je n'en citerai pour preuve que l'exemple des différents carnivores : les uns (Carabides, Staphylinides) ont un intestin postérieur relativement court, qui les classe au niveau des Lucanides et des Scarabéides, c'est-à-dire des types les plus inférieurs de l'échelle des végétariens ; les autres, au

contraire, à savoir les Silphides et surtout les Dytiscides, ont un intestin postérieur extrêmement long et sous ce rapport se rangent bien au-dessus des herbivores les plus élevés : c'est ce dont on peut se rendre compte par les quelques chiffres disposés dans le tableau suivant, qui représentent le rapport de la longueur de l'intestin postérieur à la racine cubique du poids.

Carnivores		Herbivores	
		Lucanus cervus	2,22
		Aphodius fimetarius	2,31
Cicindela campestris	2,54	*Dorcus parallelipipedus*	2,51
		Geotrupes mutator	2,67
		— *sylvaticus*	2,72
		Donacia clavipes	2,86
		Trichius fasciatus	2,95
Telephorus rusticus	2,99		
Ocypus olens	3,30		
		Cetonia aurata	3,65
		Hylobius abietis	4,43
Carabus auratus	4,86		
		Hydrophilus caraboides	4,87
		Melœ violaceus	5,47
		Dorcadion fuliginator	5,48
		Timarcha coriaria	5,50
		Otiorynchus ligustici	5,51
		Blaps mucronata	6,37
		Hydrous piceus	6,45
		Elater sanguinolentus	6,62
		Melolontha vulgaris	6,94
		Timarcha tenebricosa	7,08
Silpha obscura	10,2		
Dytiscus dimidiatus	12,75		
— *punctulatus*	12,8		
— *marginalis*	13		
Cybister Rœselii	16,2		

Pour expliquer un pareil écart entre les deux familles, pour-

tant si voisines, des Carabides et des Dytiscides, il y a lieu d'incriminer évidemment d'autres facteurs que le régime alimentaire. A quels facteurs, dans son fonctionnement, se trouve soumis l'intestin postérieur? Il est difficile de s'en rendre compte, puisque ce fonctionnement n'est pas élucidé, et le déterminisme des variations quant à la longueur de l'intestin postérieur est un problème qui doit provisoirement rester sans solution.

L'intestin postérieur, chez les Coléoptères, se divise généralement en deux régions nettement différenciées : l'*intestin grêle* et le *rectum*. Mais la partie initiale de l'intestin grêle, adjacente à l'intestin moyen, présente des caractères histologiques spéciaux et mérite une étude particulière. Je décrirai donc successivement : 1° la région pylorique de l'intestin grêle ; 2° l'intestin grêle proprement dit ; 3° le rectum.

Région pylorique. — La portion tout à fait antérieure de l'intestin grêle, qu'on peut désigner sous le nom de région pylorique, est une région de transition, caractérisée d'une façon plus précise par l'existence constante d'un bourrelet épithélial particulier (*valvule pylorique* des auteurs) et par la présence de fibres musculaires longitudinales, qui, descendant de l'intestin moyen, viennent se fixer sur l'épithélium de l'intestin grêle. La structure en est d'ailleurs très peu variable chez les différentes espèces ; nous pouvons l'étudier sur une coupe longitudinale de la paroi pylorique chez *Silpha obscura* (fig. 33).

A l'épithélium de l'intestin moyen, d'aspect dense et sombre, marqué par ses replis et ses diverticules, fait suite brusquement un épithélium d'un tout autre aspect, qui, se repliant sur lui-même, forme d'abord un étroit sillon très constant (*s*) correspondant à une petite gouttière annulaire de la paroi intestinale ; la lèvre supérieure et le fond de ce sillon sont constitués par de petites cellules très colorables, très serrées les unes contre les autres, à noyau relativement gros, ayant en un mot des caractères de cellules embryonnaires ; elles représentent le reste de l'anneau imaginal qui a présidé lors de la métamorphose à la régénération de l'intestin postérieur. J'y ai en vain cherché, sur de très nombreuses coupes en série, des figures de karyokinèse : cette région paraît ne plus être le siège d'aucune division cellulaire chez l'adulte.

C'est immédiatement au-dessus du bord supérieur de cette gouttière épithéliale, entre la rangée de petites cellules que je viens de décrire et les dernières cellules épithéliales de l'intestin moyen, que viennent s'ouvrir les tubes de Malpighi ; on peut s'en rendre compte sur des coupes favorables, passant juste par le point de débouché d'un de ces tubes ; et c'est ce que j'ai observé chez *Ocypus olens*, *Silpha obscura*, *Blaps mucronata*, *Timarcha coriaria*, *Molytes coronatus*, et en général toutes les espèces où l'étroitesse de l'embouchure des tubes de Malpighi ne rend pas trop difficile de rencontrer cette embouchure sur des coupes longitudinales. Ces exemples plaident donc en faveur de cette règle que l'insertion histologique des tubes de Malpighi marque exactement la limite entre l'épithélium de l'intestin moyen et celui de l'intestin postérieur ; et ils s'opposent aux cas d'insertion plus postérieure, signalés par quelques auteurs; chez les Coléoptères même.

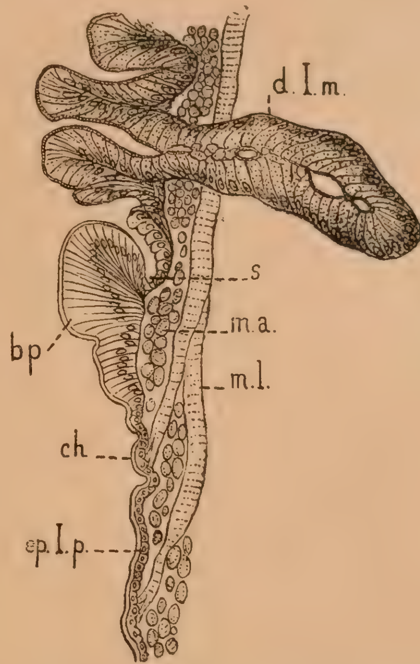


Fig. 33. — Coupe longitudinale de la région pylorique de l'intestin grêle chez *Silpha obscura* : *dIm* = diverticule de l'intestin moyen ; *s* = sillon occupé par les cellules embryonnaires ; *bp* = bourrelet pylorique ; *ch* = intima chitineuse ; *epIp* = épithélium de l'intestin postérieur ; *ma* = muscles annulaires ; *ml* = fibres musculaires longitudinales. Gr. 146/1.

La lèvre inférieure du sillon *s* est formée par un bourrelet épithélial très caractéristique et très constant chez les Insectes, auquel Berlese (1909) donne le nom de « valvule pylorique ». Saillant dans la lumière intestinale, ce bourrelet est plissé dans le sens longitudinal et surtout dans le sens transversal, ainsi que le montrent des coupes en différentes directions. Il

est formé de hautes cellules très minces, à protoplasme très clair, très peu colorable ; les noyaux y sont très allongés, en raison de la forme même des cellules. Au niveau de la plus grande hauteur du bourrelet les cellules mesurent 70 µ chez *Silpha obscura* ; elles présentent à peu près la même dimension chez *Carabus auratus* (75 µ), sont un peu moins hautes chez *Dytiscus marginalis* (50 µ), plus hautes au contraire chez *Blaps mucronata* (95 µ) et *Molytes coronatus* (100 µ).

C'est à la surface libre du bourrelet épithélial pylorique que l'on voit apparaître l'intima chitineuse qui tapissera dès lors tout l'intestin postérieur. Extrêmement mince sur le versant du bourrelet tourné vers l'intestin moyen, cette intima augmente progressivement d'épaisseur et atteint 2 µ au niveau de la partie la plus saillante, chez *Silpha obscura*. Cette épaisseur est à peu près la même dans les autres espèces ; elle est plus forte (8 à 10 µ) chez *Timarcha tenebricosa* dont le bourrelet valvulaire n'est haut lui-même que de 50 µ.

En arrière, le bourrelet épithélial s'abaisse et ses cellules passent aux cellules banales de l'intestin grêle, beaucoup moins hautes, mais pourvues d'une cuticule plus épaisse.

La musculature de la région intestinale pylorique consiste surtout en une couche de fibres musculaires annulaires, beaucoup plus grosses que les fibres de l'intestin moyen ; elles forment une ceinture peu épaisse au niveau du bourrelet épithélial pylorique, mais s'accumulent en plus grand nombre un peu plus en arrière, là où l'épithélium de l'intestin grêle fait suite à la « valvule ». Il y a alors à ce niveau, chez *Carabus auratus* par exemple, une forte ceinture musculaire, d'une épaisseur de 30 µ.

Mais ce qui caractérise surtout la musculature de cette région de transition, c'est la présence de très grosses fibres musculaires, qui, descendant de l'intestin moyen en passant entre les diverticules de ce dernier et arrivant au niveau de la région pylorique, franchissent obliquement la ceinture des muscles annulaires et viennent se fixer sur la paroi épithéliale. Sur la fig. 33 on peut voir deux de ces fibres chez *Silpha obscura*.

La région pylorique n'offre dans sa structure aucune variation essentielle chez les divers Coléoptères. On peut voir la raison de cette uniformité dans ce fait que cette région ne paraît

jouer aucun rôle physiologique particulier. En ce sens le terme de *valvule*, appliqué au bourrelet épithélial qui marque le début de l'intestin grêle, n'a pas de raison d'être, car ce bourrelet, relativement peu saillant, ne peut jamais servir d'appareil de fermeture entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Outre que dans la plupart des cas la région pylorique ne correspond pas à un rétrécissement marqué de la lumière intestinale, il est des types, *Blaps mucronata* par exemple, chez lesquels elle correspond au contraire à un notable élargissement du calibre de l'intestin, ainsi qu'on peut s'en apercevoir soit sur des coupes longitudinales, soit même sur l'intestin disséqué (fig. 16). Dès lors, la différenciation spéciale de l'épithélium au niveau de la région pylorique ne répond point à une fonction déterminée et ne peut subir, du fait de l'exercice de cette fonction, des variations plus ou moins profondes.

Intestin grêle. — La région intestinale tubuliforme, généralement très grêle, qui s'étend de la région pylorique jusqu'à la dilatation rectale, représente la portion principale de l'intestin postérieur. C'est sur elle que portent les variations de longueur d'où dépend la longueur totale de ce dernier. Suivant ses dimensions, elle présente des circonvolutions plus ou moins compliquées, toujours logées dans la partie terminale de l'abdomen. En ce qui concerne sa structure histologique générale, la paroi de l'intestin grêle se compose : 1° d'un épithélium, recouvert par une intima chitineuse ; 2° d'une couche de tissu conjonctif sous-épithélial, toujours peu développée et le plus souvent extrêmement réduite ; 3° d'une enveloppe de fibres musculaires annulaires ; 4° enfin d'un certain nombre de faisceaux musculaires longitudinaux placés extérieurement par rapport à l'enveloppe précédente.

Les variations de cette structure portent surtout sur l'épaisseur de l'intima, sur la hauteur et les caractères de différenciation de l'épithélium, enfin sur l'importance des éléments musculaires. Je les ai étudiées chez un certain nombre de types, appartenant aux grands groupes de Coléoptères, et je vais maintenant les passer en revue.

Chez *Carabus auratus*, que j'ai pris comme type des Carabides, l'intestin grêle est remarquablement court. Etudié sur des

coupes transversales, il présente cinq replis de l'épithélium, qui proéminent dans la lumière d'une façon plus ou moins accusée suivant l'état de contraction de l'organe, mais qui généralement correspondent plutôt à une ondulation large de la paroi épithéliale (fig. 34).



Fig. 34. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin grêle de *Carabus auratus* : *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *tc* = tissu conjonctif ; *ma* = fibres musculaires annulaires ; *ml* = fibres musculaires longitudinales. Gr. 146/1.

Celle-ci est formée de hautes cellules cylindriques, assez minces, dont la grande dimension atteint en moyenne 55 μ. Elles reposent sur une membrane basale toujours d'une extrême minceur, visible seulement sous forme d'une ligne colorée. Le corps cellulaire présente en son intérieur une structure granuleuse, mais il est au contraire fibrillaire et plus fortement colorable sur ses faces latérales, adjacentes aux cellules voisines : il en résulte que les diverses cellules paraissent limitées les unes des autres, non point par une ligne nette, mais par un véritable faisceau de fibrilles s'élargissant un peu au voisinage de la membrane basale ; il en résulte aussi que sur des coupes suffisamment épaisses, explorées en profondeur à l'aide de la vis micrométrique, on aperçoit pour une même cellule, tantôt un contenu granuleux, tantôt un contenu fibrillaire, suivant que la coupe optique passe par le centre du corps cellulaire, ou coïncide avec une de ses faces latérales. Les noyaux présentent une forme allongée, en relation avec celle des cellules ; leur grand diamètre mesure 20 μ. Ils sont placés dans la région centrale granuleuse des cellules. L'appareil chromatique y

consiste en un réseau irrégulier, portant de très petits grains arrondis, avec généralement deux masses plus volumineuses.

Mais ce qui caractérise par dessus tout ces cellules et donne à l'épithélium un aspect tout particulier, c'est la différenciation de leur partie supérieure, sous-jacente à l'intima. Sur une hauteur de 9 à 10 μ, elle est entièrement formée de fibrilles très nettes, tendues perpendiculairement du corps cellulaire à la cuticule ; parfois groupées en petits faisceaux, qui ont chacun leur pied distinct sur le corps protoplasmique, elles vont s'insérer isolément sur la chitine. Leur présence n'est point un fait artificiel dû à la fixation, car on les observe avec la même forme et les mêmes caractères après l'action des réactifs les plus variés (Zenker, Bouin, liquides osmiques de Flemming ou de Borrel). Les fibrilles se colorent fortement à l'éosine, au vert-lumière ; sur des préparations dilacérées, elles se détachent irrégulièrement du corps cellulaire et restent attenantes à la mince intima chitineuse, sous forme d'une brosse irrégulière.

L'interprétation de cette couche fibrillaire sous-cuticulaire est très difficile. A-t-on affaire ici à une différenciation de la cellule, déterminée par la présence de la chitine, la cellule s'attachant à la cuticule par ces fibrilles comme le muscle s'insère à l'os par son tendon ? Faut-il y voir un stade inachevé de la transformation du bord libre des cellules en chitine, transformation qui se serait arrêtée après la différenciation d'une mince intima et aurait laissé subsister sous forme de fibrilles les travées suivant lesquelles s'opérait la chitinisation ?

Il est bien difficile de décider entre ces deux solutions. Ce qui est certain, c'est que l'intima est relativement très mince, elle ne mesure que 1,5 μ environ. Elle est peu colorable et ne présente point de caractères particuliers.

Une très mince couche de tissu conjonctif rampe sous la membrane basale de l'épithélium ; elle paraît être discontinue, ou du moins on ne l'aperçoit que par places, notamment au fond des replis saillants dans la lumière. On y distingue des éléments minuscules, entre lesquels s'insinuent des trachéoles extrêmement fines.

La couche musculaire annulaire est très mince (9 μ) ; elle ne comprend qu'une seule fibre, qui généralement n'épouse point

les replis épithéliaux, mais reste tendue à la surface extérieure de l'intestin.

Les faisceaux de fibres longitudinaux, au nombre de 5, sont placés respectivement à chacun des angles, extérieurement saillants, du tube intestinal ; ils se composent de six à dix fibres grêles, formant un groupe très serré, qu'accompagne généralement une trachée.

Par opposition à l'intestin grêle, relativement très court, de *Carabus auratus*, celui des Dytiscides (*Dytiscus marginalis*, *Acilius sulcatus*) est très long, très circonvolutionné. En coupe transversale, il offre un aspect différent, suivant qu'on l'examine dans sa première moitié ou dans sa seconde. Dans la première, en effet, il forme six replis qui arrivent presque au contact les uns des autres dans la lumière intestinale et l'oblitèrent à peu près complètement (fig. 35) ; dans sa deuxième portion, il n'a plus que trois replis, par suite de l'abaissement rapide et de la disparition des trois autres.

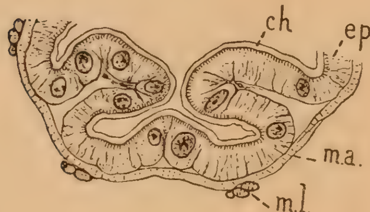


Fig. 35. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin grêle d'*Acilius sulcatus*. Gr. 146/1.

L'intima chitineuse est ici beaucoup plus épaisse que chez le Carabe, mais son épaisseur est inégale : chez l'*Acilius* par exemple, elle mesure 2 μ au sommet des replis épithéliaux, 6 μ au fond des sillons séparant les replis ; dans la seconde moitié de l'intestin, où il n'y a plus que 3 replis, cette épaisseur de 6 μ se maintient tout le long des zones pariétales intermédiaires aux trois replis. On constate la même différence chez *Dytiscus marginalis* : l'épaisseur de l'intima est de 6 μ au sommet des replis, de 18 μ dans les sillons ou sur les portions de parois séparant deux replis saillants. Il semble que ce soit l'inégale épaisseur de l'intima chitineuse élastique qui détermine la façon dont se fait le plissement de l'intestin; les zones moins fortement chitinisées constituent des régions de moindre résistance, où la paroi épithéliale cède, en se déformant sous forme de replis, aux efforts de constriction exercés par les muscles annulaires.

Les cellules épithéliales sont moins hautes et beaucoup plus

larges que chez le Carabe. Leur hauteur est de 36 μ chez le Dytique, de 28 μ chez l'*Acilius*. Chez le Dytique elles présentent dans toute leur masse une structure fibrillaire, et on n'aperçoit pas leurs limites latérales ; les noyaux peu nombreux permettent de discerner grossièrement l'individualité des cellules ; d'ailleurs leur partie supérieure est légèrement bombée, et à chacune d'entre elles correspond une légère voussure de la chitine.

On n'aperçoit point chez le Dytique de zone fibrillaire spéciale sous-cuticulaire, mais elle apparaît nettement par endroits chez l'*Acilius*, où elle mesure environ 3 μ. Chez ce dernier insecte, les larges cellules épithéliales sont beaucoup moins fibrillaires dans leur structure générale, et il est permis d'en conclure que chez le Dytique c'est la différenciation fibrillaire générale du corps cellulaire qui remplace la différenciation locale sous-cuticulaire.

Quelques éléments conjonctifs s'aperçoivent à la base des replis épithéliaux. La couche des fibres annulaires est mince, constituée par une ou deux fibres. Il existe six faisceaux longitudinaux de fibres musculaires, correspondant aux six replis de l'épithélium.

Chez les Staphylinides (*Ocypus olens*), l'intestin grêle forme une douzaine de replis peu saillants ; il présente des caractères histologiques qui le rapprochent plus de celui des Carabides que de celui des Dytiscides (fig. 36). L'intima est d'une extrême minceur (1,5 μ) et, aux plus forts grossissements, son bord libre apparaît très finement denticulé. Les cellules épithéliales sont très allongées (45 μ), sans être très grêles, avec un corps très granuleux, renfermant un assez gros noyau arrondi ou ovalaire. Leur bord supérieur est constitué par des fibrilles fortes, relativement hautes (12 μ), formant une bordure sous-cuticulaire extrêmement nette.



Fig. 36. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin grêle d'*Ocypus olens*. Gr. 146/1.

La musculature annulaire est formée par une ou deux fibres.

La musculature longitudinale paraît extrêmement réduite : je n'ai pu réussir à en découvrir les fibres.

Avec les Lucanides (*Dorcus parallelipipedus*), les Melolonthiens (*Melolontha vulgaris*), nous rencontrons une structure très simplifiée. L'intestin grêle est presque réduit à l'épithélium, très régulier, formé de cellules cubiques, séparées par des limites très nettes et pourvues d'un gros noyau, très chromatique. L'intima est très mince et la musculature très faible.

Mais chez *Melolontha vulgaris* cet intestin est remarquable par la présence d'une assez volumineuse dilatation interposée sur son trajet. C'est une poche fusiforme, longue de 8 à 9 mm. et large en son milieu de 3 mm., un peu recourbée sur elle-même. Sa paroi laisse voir extérieurement six lignes blanchâtres longitudinales, délimitant entre elles autant de bandes étendues d'une extrémité à l'autre de la dilatation.

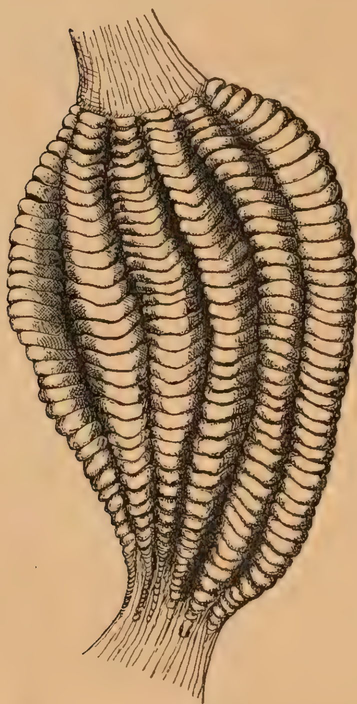


Fig. 37. — Dilatation à replis internes de l'intestin grêle de *Melolontha vulgaris*, l'organe étant ouvert et étalé. Gr. 7,5/1.

Si l'on ouvre cet organe en fendant en long sa paroi et qu'on l'étale (fig. 37), on reconnaît que sa lumière est extrêmement réduite, par suite de la présence de nombreux replis internes disposés en six rangées, qui correspondent aux bandes longitudinales visibles extérieurement. Ces replis ont la forme de demi-disques empilés les uns sur les autres dans chaque rangée. Du côté supérieur, ils commencent brusquement suivant une ligne circulaire très nette ; du côté inférieur, ils s'abaissent graduellement et finissent par de très légers replis. La surface des replis est de couleur brunâtre.

L'aspect de l'organe, étudié ainsi par sa face interne, est des plus caractéristiques.

Une coupe transversale (fig. 38) rencontre les replis en diverses directions et montre des dispositions qui seraient difficilement compréhensibles sans l'étude macroscopique préalable que nous venons d'en faire. La paroi externe est formée par les mêmes cellules épithéliales que le reste de l'intestin grêle ;



Fig. 38. — Dilatation de l'intestin grêle de *Melolontha vulgaris*, portion d'une coupe transversale : *ep* = épithélium : *cut* = substance de revêtement des replis épithéliaux ; *ma* = fibre musculaire annulaire ; *ml* = fibres musculaires longitudinales. Gr. 63/1.

et c'est cet épithélium qui forme les replis si caractéristiques de la région. Ces replis et eux seuls, à l'exclusion de l'épithélium pariétal, sont coiffés par une épaisse couche d'une substance offrant un aspect tout particulier. Elle ne paraît point homogène, mais finement granuleuse, elle prend vivement les colorants (hématoxyline, magenta) ; elle est fissurée (au moins après l'action des réactifs), et parcourue ainsi par de fins canalicules irréguliers, rameux et touffus, surtout denses dans la moitié de la cuticule adjacente à la couche épithéliale ; ils paraissent parcourus par de minuscules gouttelettes claires, d'une couleur jaunâtre propre, lesquelles viennent s'accumuler en grand nombre dans la partie profonde voisine de l'épithélium. Devant l'aspect tout particulier de cette épaisse substance cuticulaire, on hésite à y voir de la chitine. J'ai vérifié cependant que, traitée par la potasse sur des coupes, elle

résiste indéfiniment à l'action de ce réactif : d'après ce caractère on peut la considérer comme de nature chitineuse, ainsi que l'a fait Steudel (1913).

Tout l'organe est entouré par une ceinture musculaire ; celle-ci se compose d'une ou deux fibres annulaires ; extérieurement se trouve une couche continue de fibres longitudinales.

Etudiée au point de vue physiologique par Steudel (1913) cette dilatation de l'intestin grêle jouerait un rôle important dans l'absorption.

Chez les Coléoptères hétéromères et tétramères, l'intestin grêle présente une grande uniformité. On peut prendre comme type d'étude un Ténébrionide, *Blaps mucronata,* dont la fig. 39 représente une coupe transversale de l'intestin.



Fig. 39. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin grêle de *Blaps mucronata*. Gr. 146/1.

La paroi épithéliale forme six grands replis assez saillants. L'intima chitineuse est très puissante ; son épaisseur, de 12 µ au sommet des replis, est incomparablement plus forte au fond des sillons intercalés entre deux replis, où elle atteint par places 60 µ. On peut distinguer dans la cuticule une lisière très mince, qui prend énergiquement le rouge-magenta, et une couche fondamentale, peu colorable, présentant une série de stries parallèles au bord libre, qui lui donnent un aspect nettement stratifié.

Les cellules épithéliales, très irrégulières de forme, suivant leur emplacement, sont largement arrondies à leur base, et

c'est cette partie inférieure de la cellule, à structure granuleuse, qui renferme le noyau. Celui-ci, ovalaire, volumineux (18 μ), est très riche en chromatine, répartie en grains arrondis, très réguliers, qui remplissent toute la cavité nucléaire. Situé dans une zone protoplasmique plus claire, le noyau est très souvent coiffé, et cela toujours du côté de la lumière intestinale, par un croissant de matière granuleuse et opaque, que la fixation paraît avoir quelquefois contractée à l'intérieur d'une vacuole claire adjacente au noyau ; bien que je n'aie pu y découvrir de parties colorables par les réactifs du noyau, cette substance donne l'impression d'un produit d'élaboration nucléaire. Elle n'apparaît que sur des coupes d'intestins fixés aux liqueurs osmiques, et paraît dissoute sur les autres.

La partie supérieure de la cellule présente une constitution nettement fibrillaire, sans que les fibrilles forment une couche sous-cuticulaire aussi nette que chez les espèces carnivores où nous l'avons d'abord rencontrée.

Sous les cellules épithéliales rampe une délicate couche conjonctive qui renferme de très petits noyaux et qui pénètre dans l'épaisseur des replis, entre les deux rangées épithéliales adossées. Avec elle cheminent des trachéoles très fines, provenant des petits troncs trachéens périintestinaux et qui, s'étant insinuées entre les fibres musculaires de la couche annulaire, pénètrent jusqu'au sommet des replis épithéliaux.

La tunique musculaire est très forte. Les fibres annulaires, au nombre de 4 à 6, forment une couche large de 80 μ. Au niveau des profonds sillons qui séparent les replis épithéliaux, cette couche musculaire se rapproche beaucoup de l'intima chitineuse, l'épithélium s'aplatissant considérablement, comme comprimé entre celle-ci et celle-là. En ces points, on voit quelques fibres musculaires s'infléchir vers la cuticule pour s'y insérer, la fibre se prolongeant, au voisinage de son point d'insertion, par des tonofibrilles, qui paraissent traverser les cellules épithéliales aplaties. Il existe enfin 6 faisceaux assez grêles de fibres musculaires longitudinales.

Chez les Curculionides (*Molytes coronatus*), les Chrysomélides (*Timarcha coriaria*), les Cérambycides (*Dorcadion fuliginator*), le type de structure est le même et les seules différences portent sur l'épaisseur de l'intima et celle de la

tunique musculaire. C'est ce qu'on peut voir par la comparaison de la fig. 40 qui montre l'intestin grêle de *Molytes coronatus*, avec la figure précédente qui se rapporte à *Blaps mucronata*. Ici, chez le Charançon, l'intima est mince (3 μ), et la



Fig. 40. — Portion d'une coupe transversale de l'intestin grêle de *Molytes coronatus*. Gr. 266/1.

musculature annulaire très peu épaisse (9 μ), formée d'une seule fibre, qu'accompagnent en dehors quelques fibres longitudinales, représentant les 6 faisceaux typiques.

Rectum. — Le rectum présente sa forme la plus simple chez les Staphylinides (*Ocypus olens*), où il n'est que la continuation de l'intestin grêle, sans caractères vraiment nouveaux. Tout au plus peut-on signaler l'épaisseur un peu plus forte de l'intima chitineuse (5 μ, au lieu de 1,5 μ), là encore pourvue de fines denticulations. On peut dire qu'il n'y a point ici de rectum nettement différencié.

Dans les autres familles de Coléoptères, c'est un tube élargi, à musculature généralement plus forte, et qui présente dans sa première portion des particularités de structure intéressantes à étudier en détail. C'est le cas de la région à *papilles rectales* des Carabides, du *cæcum* des Dytiscides et de la *région rectale à ceinture malpighienne* des Coléoptères hétéromères et tétramères. Ces particularités n'affectent que la portion antérieure du rectum. Sa dernière portion, au voisinage de l'anus, prend des caractères nouveaux qui nécessiteront la description séparée du rectum terminal.

1° *Région à papilles rectales* (*Carabus auratus*). — Chez les

Carabides, la portion initiale du rectum présente six bourrelets longitudinaux, visibles extérieurement sous forme de bandes assez larges, et longues de 2,3 mm. Sur une coupe transversale, ces bourrelets se montrent comme d'épaisses papilles épithéliales, faisant saillie dans la lumière. On peut en faire l'étude chez *Carabus auratus* (fig. 41).

Une coupe pratiquée dans le rectum de cette espèce, nous montre l'organe fréquemment bourré d'excréments, dont les produits malpighiens doivent former une grande part. Suivant l'état de réplétion, la paroi est plus ou moins plissée irrégulièrement au niveau de ses parties minces, c'est-à-dire dans l'intervalle des papilles.

La largeur maxima de ces papilles est de 470 μ. Elles sont constituées par de hautes cellules épithéliales, dressées les unes à côté des autres, laissant souvent entre elles, au niveau de leur moitié supérieure, de petites lacunes. Si ce n'était leur taille plus forte (95 μ en moyenne), elles ressembleraient tout à fait aux cellules épithéliales de l'intestin grêle, précédemment décrites. C'est la même colorabilité et le même aspect ; comme les cellules de l'intestin grêle, elles ont un contenu granuleux au centre, dans la région périnucléaire ; tandis qu'elles ont une structure filamenteuse dans leur région pariétale, structure bien visible aux endroits où la coupe a passé au niveau d'une cloison séparatrice. Le noyau est volu-

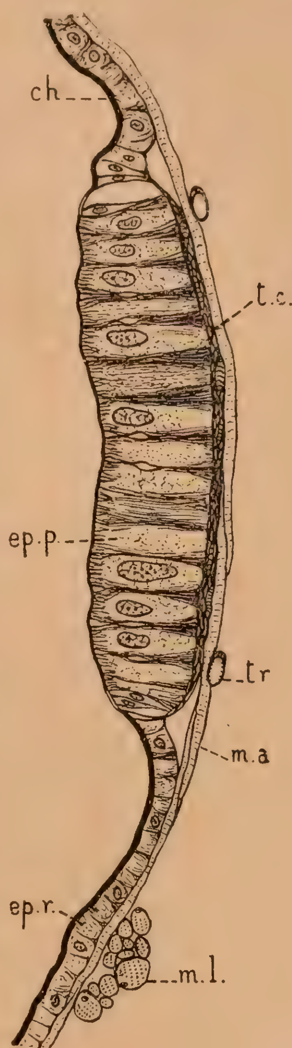


Fig. 41. — Portion d'une coupe transversale du rectum de *Carabus auratus* montrant une papille rectale : *ch* = intima ; *epp* = épithélium de la papille ; *epr* = épithélium banal du rectum ; *tc* = tissu conjonctif ; *ma* = fibre musculaire annulaire ; *ml* = faisceaux musculaires longitudinaux ; *tr* = trachées. Gr. 146/1.

mineux et, en raison même de ses grandes dimensions, n'apparaît comme tel que lorsque la coupe l'a rencontré exactement suivant son grand axe : on le voit alors mesurer 45 μ en longueur. L'appareil chromatique est très peu dense, constitué par un réseau très délicat, portant des granulations de taille irrégulière.

Au voisinage de leur surface chitinisée, les cellules présentent la même différenciation fibrillaire, déjà constatée dans les cellules de l'intestin grêle ; il y a là une bordure continue de fibrilles, toujours très nettes, dont la hauteur atteint 9 à 10 μ. Sur ces fibrilles repose la cuticule de chitine relativement très mince (1,5 μ).

Par leur extrémité inférieure, les cellules s'appuient sur une assez forte couche de mésenchyme, d'aspect très dense, épaisse de 9 μ, dans laquelle on distingue nettement les petits éléments conjonctifs, mais où l'on est surtout frappé de l'abondance des trachées, rencontrées par la coupe en divers sens. Je n'ai pu cependant suivre jusque dans les cellules épithéliales, ainsi que cela a été décrit chez d'autres Insectes, les fines ramifications issues de ces trachées sous-épithéliales.

Les régions de la paroi intestinale intercalées entre les papilles ont une tout autre constitution. L'épithélium, qui représente là l'épithélium banal du rectum, est peu élevé (12 μ), formé de cellules cubiques, plus fortement colorables que celles des papilles, et surmontées d'une cuticule environ deux fois plus épaisse (3 μ). Le noyau est arrondi, et la chromatine y est généralement condensée en une ou deux masses de forme irrégulière. Les cellules reposent sur une membrane basale, visible seulement sous forme d'une ligne sombre (hématoxyline). Il n'y a pas ici sous l'épithélium de véritable couche conjonctive.

Tout l'organe est entouré par une mince ceinture musculaire, formée d'une seule fibre. Il existe six faisceaux longitudinaux ; placés au niveau des espaces interpapillaires, ils sont assez puissants, formés chacun de 10 à 12 fibres. Enfin deux gros troncs trachéens longitudinaux accompagnent extérieurement chaque papille ; c'est d'eux, évidemment, que proviennent les minces trachées rampant dans l'épaisseur du mésenchyme papillaire.

Le bord latéral de la papille nous montre une structure spéciale par laquelle se fait le raccord avec l'épithélium banal du rectum. Au niveau de ce bord latéral, on voit le tissu conjonctif sous-papillaire envoyer des fibres jusqu'à la cuticule chitineuse ; ce prolongement mésenchymateux forme de chaque côté la limite de la papille, au-delà de laquelle commence l'épithélium peu élevé des régions interpapillaires.

De chaque côté, l'épithélium papillaire est séparé du prolongement mésenchymateux par un espàce qu'occupent incomplètement deux ou trois cellules à caractères spéciaux ; petites, minces, elles ont l'aspect d'éléments jeunes, peu différenciés, surmontés d'une cuticule transparente qui ne prend point les colorants et paraît formée d'une substance différente de la chitine, ou tout au moins de la chitine ordinaire, revêtant la papille. Le plus souvent, ces petites cellules sont tassées contre les premières cellules latérales de la papille, laissant ainsi un vide, une lacune entre elles-mêmes et le prolongement du tissu conjonctif. Parfois même on ne retrouve plus d'elles aucune trace. On a l'impression d'un nid de jeunes cellules, plus ou moins épuisé par la croissance et la différenciation de ses éléments. Il y aurait lieu d'étudier le développement embryonnaire de cette intéressante région des papilles rectales.

Ces organes n'avaient point encore été signalés sous cette forme typique, chez les Coléoptères. Ils sont connus depuis longtemps chez d'autres Insectes. Observés pour la première fois chez l'Abeille par Swammerdam (1737), plus tard chez *Vespa crabro* par Suckow (1849), ils ont été rencontrés dans plusieurs ordres d'Insectes (Orthoptères, Hyménoptères, etc.) par Léon Dufour, qui les a désignés sous le nom de *boutons charnus* et de *bandes musculaires*. Leuckart (1845) qui a fait le premier une étude systématique des bourrelets rectaux chez les Insectes, leur a attribué une nature glandulaire et leur a donné le nom de *glandes rectales*, qui a prévalu pour la plupart des auteurs. Leydig (1866) cependant proposa le premier de considérer ces bourrelets comme des organes respiratoires ancestraux et les rapprocha des branchies trachéennes des larves de Libellules. Gegenbaur (1874) a soutenu la même opinion, rendue très vraisemblable par l'abondance des trachées qu'on observe toujours en relation avec les bourrelets épithé-

liaux du rectum. Mais C. Chun (1876) est d'avis que la présence des ramifications trachéennes ne fait qu'indiquer une grande activité sécrétrice et il considère les bourrelets rectaux comme des amas de cellules glandulaires. A la même opinion s'est rangé Bordas (1895, 1898) pour les Hyménoptères et les Orthoptères.

En ce qui concerne les bourrelets rectaux de *Carabus auratus*, rien dans leur structure histologique, ni dans les caractères cytologiques de leurs cellules, ne permet de conclure à une fonction glandulaire. C'est la raison pour laquelle j'ai cru devoir adopter au lieu du terme de glandes rectales, celui de papilles rectales, employé par Pérez (1910) à propos des Mouches. J'ajouterai que s'il faut choisir entre les opinions proposées jusqu'ici sur la signification des papilles rectales, je considère comme bien plus acceptable celle de Leydig et de Gegenbaur qui ont considéré ces papilles comme les restes d'organes respiratoires ancestraux : il est certain que la présence de nombreuses ramifications trachéennes est tout à fait caractéristique de ces organes, chez tous les Insectes où ils se rencontrent. Il se pourrait aussi que les papilles rectales dussent être regardées comme des organes d'absorption ; c'est du moins un avis qui peut se tirer légitimement de leur étude chez *Carabus auratus*, et voici quelques arguments à l'appui de l'idée que j'émets ici : si l'on accorde un rôle absorbant à l'intestin grêle chez les Insectes, il faut l'accorder aussi à des papilles dont les éléments histologiques sont identiques à ceux de l'intestin grèle, pourvus comme eux d'une intima chitineuse extrêmement mince, présentant comme eux une bordure de fibrilles sous-cuticulaires qui pourrait bien représenter une disposition cytologique favorisant l'absorption ; en outre, la présence de papilles rectales chez les seuls Carabides, où précisément l'intestin grêle est excessivement court, alors qu'elles manquent au contraire chez les Dytiscides, les Staphylinides, Coléoptères également très primitifs, mais où l'intestin grèle peut suffire à l'absorption, semblerait bien indiquer que ces papilles suppléent chez le Carabe à la brièveté de l'intestin absorbant ; enfin l'attribution d'un tel rôle aux papilles se fortifie de ce fait que la région où elles se trouvent est toujours remplie fortement des résidus de la digestion, distendue par

des matières qui paraissent y séjourner très longtemps. L'hypothèse d'une absorption rectale au niveau des papilles me semble, pour ces raisons, pouvoir être très légitimement proposée. Il faut reconnaître qu'elle reste une pure hypothèse, en l'absence provisoire d'expériences physiologiques formelles.

2° *Cœcum rectal des Dytiscides.* — Le rectum des Dytiscides se prolonge en avant par une poche cœcale qui peut se dilater en ampoule, et c'est latéralement sur le rectum ainsi prolongé que vient déboucher l'intestin grêle. La disposition que présentent à cet égard les diverses espèces a été décrite par Bordas (1901) : « 1° chez les *Agabus*, l'embouchure (de l'intestin grêle) a lieu vers l'extrémité antérieure de l'ampoule et la partie cœcale est rudimentaire ; 2° chez les *Dytiscus* et les *Cybister*, la fusion se fait vers le milieu de l'ampoule, et 3° chez les *Acilius*, elle a lieu au contraire vers l'extrémité terminale laissant ainsi en avant un long appendice cœcal ».

Etudié au point de vue anatomique chez le Dytique, par Bordas (1901 et 1906) et par Rungius (1911), le cœcum rectal a des parois plus ou moins plissées suivant son état de réplétion (il peut arriver à un état de distension considérable), et se prolonge directement par le rectum ; mais sa structure histologique est différente de celle de ce dernier. Elle n'a jamais été décrite ni figurée avec précision, à ma connaissance.

La paroi du cœcum est mince, généralement très plissée et très contractée sur elle-même sur les coupes, et sa structure demande à être étudiée sur des portions bien étalées. L'aspect est en effet assez différent, suivant l'état de contraction de la paroi.

L'épithélium (fig. 42) est formé de cellules minces, de hauteur très inégale, et très peu colorables. Leurs limites de séparation sont difficiles à apercevoir ; elles paraissent disposées en bouquets et sont coiffées d'une cuticule de chitine, à surface très découpée, dont chaque dent saillante paraît correspondre à une cellule sous-jacente. Les noyaux des cellules sont très irréguliers de forme, souvent très allongés, surtout quand ils sont situés dans la partie basale comprimée des cellules. Une ceinture musculaire formée d'une ou deux fibres entoure l'organe. La coupe rencontre aussi des faisceaux mus-

culaires longitudinaux, au nombre de 7 sur la partie cœcale située en deçà de l'embouchure de l'intestin grêle, au nombre de 6 sur la portion qui se prolonge par le rectum proprement dit.

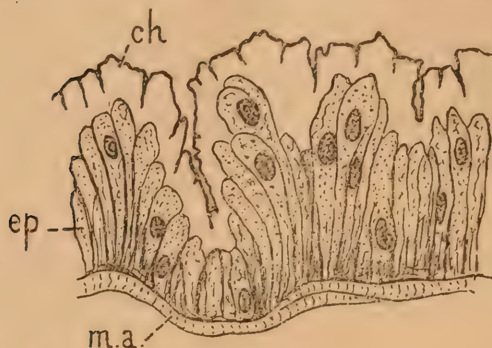


Fig. 42. — Portion d'une coupe transversale de la paroi de l'ampoule rectale chez *Dysticus marginalis* : *ch* = intima chitineuse : *ep* = épithélium ; *ma* = fibres musculaires annulaires. Gr. 300/1.

Des opinions très invraisemblables ont été émises sur le rôle physiologique de cette poche cœcale. Bordas (1901, 1906) y voit un appareil hydrostatique, ce qui ne se comprend guère, puisqu'elle est remplie d'excréments liquides qui doivent avoir une densité sensiblement égale à celle de l'eau. Portier (1911) en fait (chez la larve tout au moins) un réservoir destiné à emmagasiner les sucs digestifs dans l'intervalle des périodes de digestion. Tout ce qu'on peut en dire avec certitude, c'est que les excréments liquides s'y accumulent pour être expulsés par intervalles sous forme de jets puissants à la surface de l'eau où vit le Dytique.

3° *Rectum à ceinture malpighienne des Coléoptères hétéromères et tétramères.* — Chez les Coléoptères hétéromères et tétramères (Ténébrionides, Curculionides, Cérambycides, Chrysomélides), la première portion du rectum présente des caractères et un aspect tout particuliers, qu'elle doit à la présence d'une ceinture de tubes de Malpighi, réunis autour de la paroi intestinale par une mince membrane conjonctive. Les tubes de Malpighi, au lieu de se terminer librement dans le corps de l'Insecte, viennent en effet engager sous l'enveloppe conjonctive de la paroi rectale leurs extrémités distales qui se ramifient et rampent alors à la surface externe de l'intestin. Cette disposition que j'ai rencontrée chez divers types de Ténébrionides, de Curculionides, de Cérambycides et de Chrysomélides, peut être étudiée sur une coupe transversale de

la région initiale du rectum chez *Blaps mucronata* (fig. 43).

Cette coupe nous présente de dedans en dehors : 1° la paroi intestinale avec sa constitution typique ; 3° une lacune annulaire (*lac*) remplie de sang (coagulé par la fixation) et que parcourent des trachées ; 3° le cercle des tubes de Malpighi (*tM*) avec l'enveloppe conjonctive.

Etudions d'abord la paroi intestinale. L'épithélium s'y présente avec les mêmes caractères que dans l'intestin grêle : les cellules sont assez volumineuses, très irrégulières de forme, aplaties, cubiques, piriformes, suivant l'endroit qu'elles occupent. La cuticule, épaisse de 12 μ, présente les deux couches, de chromaticité différente, que nous lui avons déjà reconnues dans l'intestin grêle.

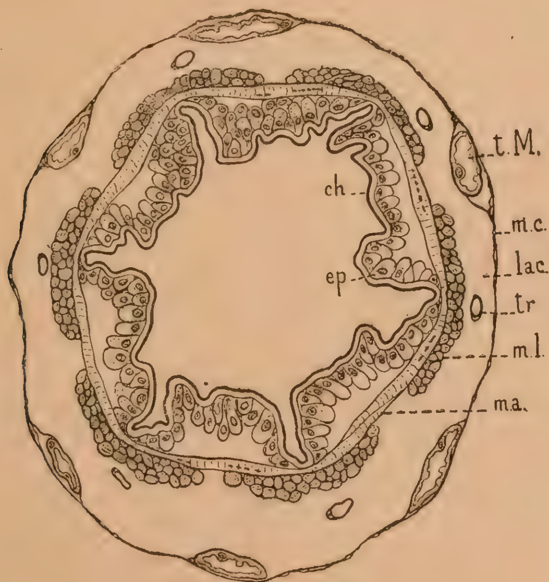


Fig. 43. — Coupe transversale de la région initiale du rectum chez *Blaps mucronata* : *ch* = intima chitineuse ; *ep* = épithélium ; *ma* = couche musculaire annulaire ; *ml* = faisceaux musculaires longitudinaux ; *lac* = lacune annulaire ; *tr* = trachées ; *mc* = membrane conjonctive ; *tM* = tubes de Malpighi. Gr. 77/1.

Cet épithélium, avec son intima, forme six larges replis, à surface elle-même ondulée ; ils sont séparés par six profonds sillons, très constants, au niveau desquels l'intima chitineuse

arrive au contact même de la ceinture musculaire annulaire, l'épithélium se laminant entre celle-ci et celle-là.

La ceinture musculaire se compose d'une seule fibre annulaire, en dehors de laquelle sont disposés six volumineux muscles longitudinaux, placés au niveau des sillons épithéliaux.

Chacun des muscles longitudinaux est accompagné d'un gros tronc trachéen, à direction également longitudinale, logé dans la lacune annulaire qui entoure la paroi intestinale. Sur les coupes un précipité assez fin, plus ou moins dense, colorable en rose par l'éosine, remplit ordinairement l'espace annulaire et représente du sang coagulé. La lacune sanguine est limitée extérieurement par une membrane conjonctive très mince.

Juste sous cette membrane se trouvent disposés les six tubes de Malpighi, dans les espaces correspondant aux intervalles entre les muscles longitudinaux. L'ensemble de l'organe a donc une symétrie hexagonale très nette. Les tubes de Malpighi présentent la structure histologique déjà décrite par Léger et Hagenmuller (1899) chez les Ténébrionides : la paroi du tube est formée par un syncytium protoplasmique, dont la surface libre, revêtue d'une bordure en brosse, est très irrégulière, dessinant des saillies globuleuses qui font hernie dans la lumière ; çà et là s'aperçoit un noyau volumineux très chromatique.

La figure 43 reproduit fidèlement toutes les dispositions qui viennent d'être décrites et qui correspondent à la partie initiale de la région rectale. La façon dont se réalisent ces dispositions peut être suivie sur des coupes sériées favorables : on voit d'abord se constituer autour de la région terminale de l'intestin grêle une mince couche conjonctive, située concentriquement à distance de la ceinture musculaire et enfermant des trachées entre celle-ci et elle-même. En même temps les tubes de Malpighi, libres dans le corps de l'Insecte, se réunissent en un faisceau dont la coupe transversale laisse très bien reconnaître les 6 tubes constituants et qui se rapproche de la paroi du rectum jusqu'à arriver à son contact. Là, les tubes se séparent les uns des autres et s'insinuent, à peu près tous au même niveau, sous l'enveloppe conjonctive, en glissant obliquement

suivant la circonférence, de manière à se répartir peu à peu, à égale distance les uns des autres, sur le pourtour de l'intestin. Alors se trouve réalisée la disposition symétrique représentée par la figure 43.

De même, par des coupes en séries pratiquées à partir de la coupe précédente, on peut se rendre compte des modifications qui interviennent un peu plus en arrière. Ces modifications portent : 1° sur la musculature ; 2° sur la ceinture des tubes de Malpighi. Les dispositions structurales auxquelles elles aboutissent sont représentées par la figure 44.

En ce qui concerne la ceinture musculaire annulaire, il ne subsiste plus qu'une fibre extrêmement mince, qui présente des caractères assez curieux : elle a perdu presque complètement toute striation transversale, et c'est tout au plus en certains points, et à un très fort grossissement, que des traces de cette striation peuvent être encore reconnues ; elle présente encore de loin en loin de très petits noyaux et, accolée parfois à la base de l'épithélium, elle pourrait être prise facilement pour une mince couche conjonctive. Les muscles longitudinaux présentent la même forme et la même situation que précédemment, mais ils sont moins volumineux ; très souvent le gros tronc trachéen qui accompagne chaque faisceau musculaire, s'est incorporé à ce faisceau.



Fig. 44. — Portion d'une coupe transversale du rectum à ceinture malpighienne chez *Blaps mucronata* : *tc* = tissu conjonctif ; les autres désignations comme dans la figure 43. Gr. 77/1.

Au niveau de chaque muscle longitudinal, l'épithélium fait place à un véritable faisceau de fibrilles (tonofibrilles) ; tendues entre les fibres musculaires et la chitine, elles paraissent être

le résultat d'une différenciation des cellules épithéliales, ainsi que le montrent les noyaux épithéliaux qu'on peut découvrir encore intercalés entre les fibrilles. Les muscles s'attachent à la cuticule par l'intermédiaire de ces fibrilles ; la chose est nettement visible pour la fibre annulaire, que l'on voit se prolonger à chacune de ses extrémités par les tonofibrilles les plus latérales aboutissant à la cuticule.

Par suite de la réduction de la musculature, les plis de l'épithélium ont disparu et la lumière centrale de cette partie de l'intestin est devenue régulièrement circulaire.

En ce qui concerne les tubes de Malpighi, ils ne tardent point à se ramifier ; et leurs ramifications, en s'étendant tangentiellement, forment un manchon presque continu autour de l'intestin ; il est cependant toujours possible de reconnaître la limite entre les zones respectivement occupées par les six tubes ramifiés. La couche de tissu conjonctif externe est devenue plus épaisse, elle renferme dans son épaisseur de nombreuses trachées très fines.

La lacune sanguine est beaucoup moins large. La ceinture malpighienne se trouve ainsi beaucoup plus rapprochée de la paroi intestinale.

Le rectum à ceinture malpighienne se présente avec les mêmes caractères essentiels chez *Otiorynchus ligustici*, *Molytes coronatus*, *Timarcha coriaria* et *T. tenebricosa*, *Dorcadion fuliginator*, etc. Sa signification physiologique est très obscure. METALNIKOV (1908) qui a rencontré la même disposition chez les chenilles de *Galleria melonella* et POYARKOFF (1910) qui l'a vue chez la Galéruque de l'Orme, émettent l'hypothèse que les tubes de Malpighi, inclus dans la paroi rectale, doivent retenir parmi les substances absorbées à ce niveau de l'intestin, les produits toxiques. Cependant METALNIKOV, à la suite d'expériences appropriées, déclare n'avoir jamais vu les cellules des tubes absorber telle ou telle matière colorante ; il n'a jamais rencontré non plus de produits d'excrétion dans la lumière des tubes. Il se pourrait fort bien que le rectum à ceinture malpighienne ne remplisse aucun rôle très important.

4° *Rectum terminal.* — La paroi terminale du rectum, dont la structure se montre entièrement différente des diverses structures particulières qu'on rencontre dans la partie initiale,

représente le rectum proprement dit, c'est-à-dire la portion de l'intestin où s'accomplit la défécation.

Chez les Carnivores (Carabides, Dytiscides), l'épithélium forme de nombreux plis irréguliers, assez serrés les uns contre les autres, et peu élevés. Cet épithélium est bas, revêtu d'une intima assez épaisse, deux caractères surtout marqués chez le Dytique. La musculature reste faible et ne devient guère plus importante au voisinage de l'anus.

Au contraire, chez les Herbivores, on trouve généralement une forte musculature rectale, en rapport avec l'abondance de déchets solides que laisse l'alimentation.

Chez *Melolontha vulgaris*, en particulier, le rectum (fig. 45) offre une puissante ceinture musculaire annulaire, atteignant



Fig. 45. — Rectum du *Melolontha vulgaris*, portion d'une coupe transversale. Gr. 146/1.

245 μ et dont la disposition est assez particulière. L'épithélium forme de nombreux replis peu élevés, parmi lesquels on peut distinguer six sillons très profonds et très constants, au fond desquels la cuticule chitineuse s'enfonce au contact des muscles. Ceux-ci forment six bandes disposées bout à bout et se rejoignant au niveau de ces sillons épithéliaux. En ces points les fibres les plus internes se fixent sur la cuticule par des tonofibrilles, qui prennent intensément la laque de fer et masquent presque complètement l'épithélium qu'elles pénètrent. Les

autres fibres musculaires s'entrecroisent et s'anastomosent par leurs extrémités, où la striation transversale disparaît; quelques-unes paraissent s'incurver pour aller se terminer à la cuticule. Les six faisceaux musculaires ainsi placés bout à bout se contractent indépendamment les uns des autres, ainsi qu'on peut le constater par les déformations péristaltiques du rectum sur l'animal vivant; la ligne suivant laquelle se joignent et s'entrecroisent les fibres de deux faisceaux voisins, fonctionne comme une sorte de tendon commun, sur lequel prennent appui ces faisceaux pour se contracter.

Chez les Coléoptères dont la région rectale initiale est entourée d'une ceinture malpighienne, la portion terminale du même organe offre une structure assez constante. Nous pouvons prendre encore comme type le rectum de *Blaps mucronata* (fig. 46).

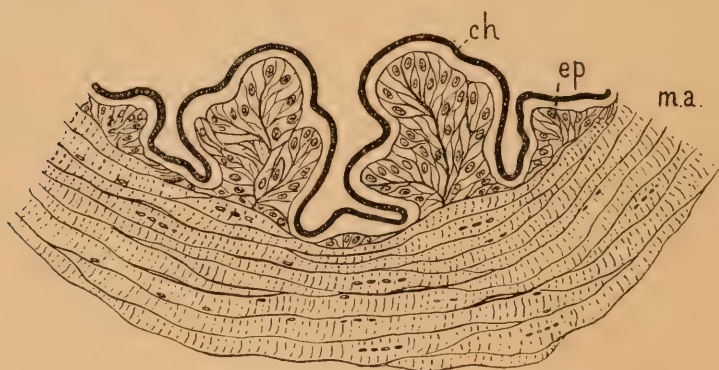


Fig. 46. — Portion d'une coupe transversale de la région terminale du rectum chez *Blaps mucronata*. Gr. 146/1.

En coupe transversale, l'aspect général de la lumière est déterminé par l'existence de six grands replis, entre lesquels s'intercalent six replis plus petits et plus ou moins marqués. La cuticule est épaisse (18 μ) et présente les deux couches superposées qui existent sur toute la longueur de l'intestin postérieur. L'épithélium est formé de petites cellules claires, peu colorables, imbriquées en groupes serrés, où elles se présentent avec des formes variables ; cet épithélium se lamine au niveau des sillons interposés entre ces replis saillants, et ces

points correspondent aux lignes d'insertion des fibres musculaires. La musculature est puissante (140 μ d'épaisseur).

En résumé, le rectum terminal se caractérise par les traits généraux suivants : épithélium ordinairement bas, intima chitineuse relativement forte, musculature annulaire puissante chez les types herbivores.

CHAPITRE VI

ESSAI D'INTERPRÉTATION DYNAMIQUE DE QUELQUES CARACTÈRES DU TUBE DIGESTIF

J'ai déjà fait pressentir, au début de cette étude morphologique, à quelles difficultés ne pouvait manquer de se heurter toute tentative d'interprétation dynamique, relative à la forme et à la structure d'un organe aussi compliqué et hautement différencié que le tube intestinal des Coléoptères. On sait quel luxe d'observations et d'expériences est le plus souvent nécessaire pour dégager les causes auxquelles se rapporte l'existence ou l'apparition dans un organisme d'un caractère morphologique souvent minime, comme une tache pigmentaire, une nervure aux ailes, ou telle autre particularité d'ornementation extérieure. Par là on peut comprendre combien il est impossible de reconstituer, d'une façon même approchée, le déterminisme qui a présidé à l'établissement des caractères de forme et de structure aujourd'hui réalisés dans le tube digestif des divers types de Coléoptères. Il faut se représenter la constitution tout entière d'un organisme, et la structure de tel organe en particulier, comme le produit de transformations multiples, surajoutées les unes aux autres, au cours de l'évolution des lignées ; et ces transformations elles-mêmes, il faut les savoir conditionnées, non seulement par l'action des facteurs externes, mais aussi par l'état de l'organisme qui, en raison de sa constitution propre, au moment où il subissait certaines influences extérieures, réagissait à ces dernières suivant telle ou telle direction. Comment dès lors rétablir la chaîne innombrable

qui relie les états présents à la série écoulée de ce que SPENCER nommait « les relations externes » et « les relations internes ».

Devant le biologiste s'ouvre, il est vrai, une voie facile : il a remarqué que très souvent le changement particulier survenant dans un organisme, par suite d'un changement dans le milieu, est une réponse appropriée au stimulus extérieur et correspondant au genre de vie dans les nouvelles conditions. Il a noté que le résultat le plus frappant de l'influence d'un facteur sur un être, est, comme on dit, une *adaptation* de l'être à cette influence. Dès lors il tentera d'interprêter par l'action même de tel agent dynamique toute disposition organique ou structurale, qui lui paraîtra être une réponse avantageuse au stimulus exercé par cet agent. Qui ne voit ici le danger de la notion d'adaptation ainsi entendue ? La faire intervenir pour expliquer une conformation morphologique, c'est en définitive expliquer cette conformation par le *besoin* de l'animal, jugé du point de vue humain, c'est oublier, dans des considérations téléologiques, la recherche du vrai mécanisme de l'adaptation.

Pour qui ne veut point se contenter de l'explication verbale qui consiste à invoquer l'adaptation, l'interprétation des dispositions morphologiques rencontrées dans l'étude d'un organe ou d'un appareil devient un problème dans la plupart des cas insoluble. Je voudrais montrer cependant comment on peut essayer de comprendre, dans un esprit purement dynamique, certaines particularités de structure qui ont été décrites dans les chapitres précédents.

Tout d'abord, la morphologie dynamique tire un grand parti (qui deviendra de plus en plus grand, je crois, à mesure que la science se développera) du rôle joué dans les organismes par les substances d'ordre catagénétique, dont l'exercice même de la vie encombre ces organismes : l'acide urique ne se montre-t-il pas, dans l'embryogénie de l'Insecte, comme ayant une répercussion morphogénique de première importance, puisque son dépôt dans un rein d'accumulation qui deviendra le corps gras, détermine chez l'embryon l'oblitération de la cavité générale primitive. C'est là un exemple dont nous sommes particulièrement frappés parce que nous sommes habitués à

voir l'acide urique, s'éliminant facilement des organismes adultes, n'y jouer aucun rôle. Mais combien de substances, déchets des échanges vitaux, sont normalement conservées dans le corps de l'animal et deviennent un élément important de la constitution des organes. C'est le cas pour la chitine : cette substance, que nous avons déjà longuement étudiée du point de vue physiologique, joue son rôle dans la structure morphologique, en déterminant certaines conformations des intestins antérieur et postérieur.

C'est la chitine qui, présentant souvent de notables différences d'épaisseur le long du pourtour du tube intestinal, conditionne le nombre des replis formés par l'épithélium, la forme de ces replis, et par suite l'aspect général que présente une coupe transversale de l'intestin. Là où l'intima chitineuse est épaisse, la paroi intestinale présente des replis constants, dont la situation est déterminée par l'alternance de zones à chitine mince et de zones à chitine épaisse : les premières constituent des régions de moindre résistance, au niveau desquelles la paroi cède à la constriction exercée par les muscles annulaires et se déforme en replis ; au contraire les zones à chitine épaisse correspondent aux sillons séparant les replis, et c'est à leur niveau que s'établit l'insertion des fibres musculaires sur l'intima. C'est ce qui se voit bien, partout où la cuticule est épaisse, par exemple dans le gésier de *Carabus auratus*, de *Silpha obscura*, dans l'intestin grêle de *Blaps mucronata*, et surtout dans celui des Dytiscides, qui, avec ses deux régions, l'une à cinq replis, l'autre à trois replis, montre un cas particulièrement net de la règle que j'indique ici. Que l'on veuille considérer le dépôt d'une couche inégalement épaisse de chitine comme le phénomène primitif, ayant déterminé dans la paroi intestinale l'alternance de régions plus résistantes et de régions plus souples ; — que l'on regarde au contraire le plissement comme ayant précédé l'inégal dépôt de la chitine, plus abondant au fond des sillons, moins épais au sommet des replis mobiles, on voit que c'est toujours la couche chitineuse, qui, avec ses alternances de zones plus ou moins épaisses, fixe la disposition relative des sillons et des plis, leur nombre et leur forme sur le pourtour de la paroi de l'intestin.

En second lieu, on peut noter que l'importance plus ou moins

marquée de la musculature et surtout de la tunique annulaire va toujours de pair avec l'épaisseur plus ou moins forte de la chitine. Evidemment on ne peut songer à vouloir vérifier mathématiquement cette relation dans tous les cas ; mais en gros, on peut dire que cette relation est certaine. Je citerai, comme exemples d'organes à épaisse intima et à puissante musculature, le gésier des Carabides et des Dytiscides, l'intestin grèle de *Blaps mucronata*, l'œsophage de *Melolontha vulgaris*, etc. Il semble s'établir ainsi un équilibre physiologique entre l'élasticité de la chitine et la puissance des muscles, antagonistes l'une de l'autre dans les mouvements péristaltiques de l'intestin.

Enfin la chitine prend part d'une façon plus directe à la morphologie des intestins antérieur et postérieur, par sa présence constante à la surface interne de ces régions du tube digestif, et par la place qu'elle tient dans la constitution d'un organe aussi varié de forme et souvent aussi compliqué de structure que le gésier. Que l'on veuille, avec Plateau (1874) et Ramme (1911) regarder cet organe comme un filtre, ou un appareil valvulaire empêchant les aliments de refluer de l'intestin moyen dans le jabot, que l'on veuille au contraire avec Bordas (1901), Berlese (1908) et d'autres auteurs y voir un véritable estomac masticateur, c'est la chitine qui forme à son intérieur les saillies aiguës, les carènes et les dents, ainsi que les nombreuses soies, qui légitiment l'une et l'autre opinion. On peut dire que, d'une façon générale, l'extrémité terminale de l'intestin antérieur est caractérisée par des dépôts chitineux plus accusés, entraînant en ce point dans la constitution de l'organe (mode de plissement de la paroi, puissance de la musculature, etc.) des caractères nouveaux. Le gésier des Coléoptères carnivores et des Curculionides n'est que le type le plus remarquable et le plus perfectionné auquel aboutissent ces modifications. J'ai montré déjà, à propos du gésier de *Carabus auratus* (p. 152), comment toute la constitution de cet organe (mode de plissement de la paroi, localisation des muscles longitudinaux, conformation générale) pouvait être conçue comme liée aux dispositions de l'appareil chitineux.

Ces quelques exemples nous prouvent que mon hypothèse était légitime, lorsqu'au début de ce mémoire je considérais la

morphologie du Coléoptère comme dominée par l'importance de la sécrétion chitineuse. Car nous venons de constater, dans le le cas d'organes particuliers, les intestins antérieur et postérieur, quels importants caractères de forme sont, dans ces organes, conditionnés par la production de la chitine ; peut-être maintenant comprendra-t-on mieux encore quel intérêt s'attachait à l'étude qui a fait l'objet de la première partie de ce travail, celles des conditions physiologiques et dynamiques d'où dépend la sécrétion de la matière chitineuse.

Est-ce à dire que l'on a complètement résolu le problème de certains caractères de forme, de telle ou telle particularité de constitution, en les regardant comme conditionnés par l'existence d'un appareil chitineux, lui-même dû au dépôt d'une substance de déchet encroûtant l'organisme ? Assurément non. Il reste à reprendre le problème dans son détail, à rechercher les déterminismes précis en vertu desquels se fait pour tel organe, en tel point, avec telle abondance et tels caractères, le dépôt de substance chitineuse qui entraînera pour cet organe la possession d'autres caractères de structure déterminés. Poussée jusqu'à ce point, la question entre dans le domaine de la physiologie cellulaire, et nous ne sommes peut-être pas encore assez bien renseignés sur les causes et les conditions des processus cyto-physiologiques, pour vouloir dès à présent tenter de la résoudre.

Pour la même raison, il est bien difficile d'attribuer, sinon d'une façon gratuite, à telle ou telle influence causale, la différence très marquée que l'on constate dans la structure de l'intestin moyen et les phénomènes histo-physiologiques dont il est le siège, entre les Coléoptères herbivores, comme *Melolontha vulgaris*, et les carnivores, comme *Carabus auratus*. Chez le Hanneton, la sécrétion a lieu suivant le mode classique des boules de sécrétion, comportant ici une forte élimination de produits basophiles, sans doute d'origine nucléaire ; elle n'entraîne point l'usure immédiate des cellules, qui paraissent recommencer maintes fois le cycle sécrétoire, avant d'être épuisées et remplacées par des éléments jeunes ; conformément à ce fait, la multiplication des cellules régénératrices des cryptes est peu active. Chez le Carabe, les processus sont bien

différents : une grande partie de la sécrétion s'opère dans les diverticules glandulaires et donne lieu à l'élimination d'une matière purement acidophile, qui s'échappe à travers la bordure des cellules sous forme de gouttelettes très fines, et non sous celle de boules de sécrétion ; ces dernières ne s'observent chez les carnivores que d'une façon très limitée ; et les produits nucléaires basophiles sont mis alors en liberté par effraction de la cellule et chute du noyau, phénomènes qui sont très intenses sur tout l'épithélium bordant la lumière même du tube intestinal, ainsi que l'embouchure des diverticules ; une active multiplication des cellules cryptales compense cette destruction des éléments épithéliaux.

On voit qu'il y a là deux types physiologiques bien tranchés, se traduisant par des phénomènes morphologiques différents. Il n'est pas douteux qu'ils ne soient en rapport avec des propriétés chimiques et digestives spéciales dans l'un et l'autre cas.

Avons-nous le droit d'invoquer les différences de régime alimentaire comme cause des différences observées dans le comportement histo-physiologique des cellules digestives ? Oui, évidemment, mais en remarquant que cette hypothèse ne prendra une valeur que le jour où nous aurons effectivement décelé dans les composants d'un régime alimentaire, les excitants qui déterminent dans la cellule un mode particulier de sécrétion, avec tous les caractères cytologiques liés à ce mode de sécrétion.

Il est un autre caractère de l'intestin moyen, que nous avons pu mettre en rapport avec la nature du régime et l'abondance de l'alimentation à l'état adulte. C'est sa longueur, considérée comme variant proportionnellement à sa surface, dont la mesure présenterait de grandes difficultés. En fait, cette proportionnalité n'est qu'assez approximative, à cause surtout de l'existence chez les carnivores des diverticules glandulaires, qui augmentent assez grandement la surface de l'intestin moyen. Mais, d'une part, l'augmentation est peut-être moins physiologique que morphologique, car, les aliments ne pénétrant jamais dans ces diverticules, une grande partie des fonctions intestinales ne peut s'accomplir qu'au contact de la paroi du tube central. D'autre part les chiffres que j'ai obtenus dans les mesures sur

la longueur de l'intestin moyen accusent des écarts suffisants entre certains groupes pour qu'on puisse regarder ces groupes comme différant réellement et très notablement, non seulement par la longueur, mais aussi, si l'on veut, par la surface de leur intestin moyen (1).

Or j'ai montré que dans ces conditions les Coléoptères qui ont l'intestin moyen le plus développé sont ceux qui se nourrissent le plus abondamment à l'état adulte et qui, en même temps, consomment des aliments pauvres en matières assimilables et riches en résidus : c'est le cas pour les Melolonthiens, les Hydrophiles, et surtout pour les Coléoptères coprophages.

La longueur variable de l'intestin moyen se trouve ainsi en rapport avec le travail plus ou moins considérable imposé par l'alimentation à cet organe. Comment faut-il concevoir que s'établisse une telle relation? L'interprétation finaliste y verrait un effet providentiel, permettant à l'insecte de tirer parti, le plus avantageusement possible pour son espèce, de la maigre

(1) Pour ne laisser subsister aucun doute sur ce point, j'ai voulu effectuer la mesure de la surface intestinale chez deux types, l'un végétarien, l'autre carnivore, afin de voir si celui-ci, grâce à ses nombreux diverticules, se plaçait au niveau de celui-là, pour l'étendue de la surface sécrétoire totale. Une telle évaluation ne peut être que tout à fait approximative, et on ne peut espérer en obtenir que deux ordres de grandeur à comparer.

Je me suis adressé pour cela au Hanneton et au Carabe doré. Chez le Hanneton, où l'intestin moyen est très approximativement cylindrique, la surface est aisée à calculer, une fois qu'on connaît la longueur de l'organe et sa largeur moyenne : mesurée sur six individus, elle est égale en moyenne à 370,40 mm^2.

Chez le Carabe, les choses sont beaucoup plus compliquées. Il faut mesurer la longueur de l'intestin et sa largeur moyenne; il faut ensuite compter les longs diverticules de la première moitié de l'intestin moyen (il y en a en moyenne 420), et calculer la surface intérieure totale de ces diverticules, qu'on ajoute à la surface de l'intestin lui-même, en retranchant de la somme la surface de base des diverticules. Ces opérations, effectuées sur quatre individus, m'ont donné comme mesure moyenne de la surface totale de l'intestin sécréteur : 132 mm^2.

En rapportant ces nombres à la taille de l'animal, soit, pour obtenir des rapports homogènes, à la puissance 2/3 du poids P, on obtient les nombres suivants :

Hanneton : 18,4. Carabe : 7.

On voit donc que par son coefficient de surface intestinale, le Hanneton se place encore bien au-dessus du Carabe.

nourriture qu'il consomme : il est, je pense, inutile d'insister. Mais, d'autre part, n'est-ce point tomber dans un déterminisme un peu grossier et trop simpliste que de se représenter des aliments abondants et riches en déchets produisant par une action mécanique la distension et l'allongement de l'intestin moyen ? Outre que l'on comprendrait mieux qu'une grosse masse d'aliments déterminât une dilatation plutôt qu'un allongement du tube intestinal, l'explication ne vaudrait rien pour rendre compte d'autres effets morphologiques du même régime, tel que celui-ci, que j'ai fait ressortir au cours de mon étude de l'intestin postérieur : la musculature du rectum terminal chez les types végétariens, comme le Hanneton, est particulièrement développée, en raison de l'abondance des déchets de la digestion.

Mais alors quelle attitude prendre ? Par quel ordre de phénomènes expliquer ces relations d'apparence providentielle, par lesquelles l'organisme paraît être, sinon toujours, au moins dans certains cas déterminés, en correspondance avec son milieu ? C'est au fond, le mécanisme même de l'adaptation qu'il s'agit d'élucider.

Rappelons-nous ici, avec Spencer, « qu'il ne saurait y avoir de variation de structure si ce n'est celle qui est directement ou indirectement la conséquence de la variation de fonction » (1). Peut-être serons-nous plus à même de comprendre le mécanisme de l'adaptation, après en avoir étudié un cas purement physiologique, l'adaptation des sécrétions diastasiques de l'intestin moyen. C'est ce que nous ferons dans la troisième partie.

(1) H. Spencer : *Principes de biologie,* traduction française, 1877, t. I, p. 330.

TROISIÈME PARTIE

LES SÉCRÉTIONS DIASTASIQUES EN FONCTION DU RÉGIME CHEZ LES COLÉOPTÈRES

Chapitre Premier. — Revue des travaux antérieurs et technique personnelle.

Chapitre II. — Diastase protéolytique.

Chapitre III. — Monobutyrinase. Lipase.

Chapitre IV. — Invertine. Amylase.

Chapitre V. — L'influence du régime sur la production des diastases. Opinions des auteurs et résultats personnels.

CHAPITRE PREMIER

REVUE DES TRAVAUX ANTÉRIEURS ET TECHNIQUE PERSONNELLE

« Un vieux chirurgien, MÉRY, — raconte CLAUDE BERNARD, — comparait familièrement les anatomistes à ces commissionnaires que l'on voit dans les grandes villes et qui connaissent le nom des rues et les numéros des maisons, mais ne savent pas ce qui se passe dedans. » La zoologie purement descriptive pourrait, à bon droit, supporter également le reproche insinué, non sans malice, par l'illustre auteur des *Leçons sur les phénomènes de la vie*. Il convient d'ailleurs de faire remarquer qu'il est lui-même en partie responsable de la distinction qui, pour la plupart des chercheurs, continue à séparer, comme deux domaines tout à fait étrangers l'un à l'autre, la physiologie et la zoologie : on sait combien il a insisté sur la différence qu'il se plaisait à voir entre les « sciences naturelles » qui sont « les sciences contemplatives de la nature » et les « sciences expérimentales » ou « sciences conquérantes de la nature ». « La morphologie vitale, disait-il, nous ne pouvons guère que la *contempler* puisque son facteur essentiel, l'hérédité, n'est pas un élément que nous ayons en notre pouvoir, et dont nous soyons maîtres comme nous le sommes des conditions physiques des manifestations vitales : la phénoménologie vitale, au contraire, nous pouvons la diriger » (1).

Le résultat d'une distinction doctrinale aussi tranchée, c'est

(1) CL. BERNARD : *Leçons sur les phénomènes de la vie*, 1885, t. I, p. 342.

que la physiologie a bien pu, sans doute, comme science statique, prendre un merveilleux essor, mais qu'elle est restée, comme science comparée, à l'état presque embryonnaire. Les zoologistes ne se sont presque jamais préoccupés du fonctionnement vital, de ses divers modes, de ses relations avec le genre de vie chez les animaux qu'ils étaient seuls à bien connaître. Les études physiologiques, pendant de longues années, n'ont guère été faites qu'en vue de l'homme et par rapport à lui. Tout au plus commence-t-on à comprendre l'intérêt que présente la comparaison simultanée des fonctions et des formes dans la série animale.

Il ne faut donc pas nous étonner de trouver bien rudimentaires encore les connaissances actuelles sur les diastases digestives chez les Insectes.

Avant le mémoire fondamental de Plateau (1874) qui étudia le premier la digestion chez de nombreux types d'Insectes, quelques observations avaient été faites sur le Ver à soie par Bouchardat (1850) et par Cornalia (1856). Le premier de ces auteurs avait reconnu que le liquide sécrété dans l'estomac « agit sur la gelée d'amidon en la transformant en sucre » (p. 379) et possède la propriété d'émulsionner les corps gras. Ces effets caractéristiques furent bien constatés par Cornalia (1856) dans sa belle monographie du Ver à Soie.

Basch (1858) reconnut que chez la Blatte « das Sekret der Speicheldrüsen verdaut Stärke, und in mit ClH angesäuertem Wasser auch Fibrin » (p. 258). Il ne se prononça pas nettement sur le rôle digestif de l'intestin moyen, qui, d'après lui, intervient sans doute dans la digestion des matières amylacées.

Les *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes* de Plateau (1874), bientôt suivies de recherches analogues sur les Myriapodes et les Arachnides, constituent le premier monument important sur les fonctions digestives des Invertébrés. Dans ce mémoire classique l'auteur étudie les phénomènes mécaniques et chimiques de la digestion : 1° chez les Insectes carnassiers, les uns pourvus de mâchoires (Coléoptères, Dytiscides et Carabides, Orthoptères, Odonates), les autres suceurs (Hémiptères) ; 2° chez les Insectes végétariens, soit

broyeurs (Coléoptères, Orthoptères, chenilles de Lépidoptères), soit suceurs (Lépidoptères adultes). Il résume lui-même ses conclusions de la manière suivante :

« A l'origine du tube digestif d'un grand nombre d'espèces existent de véritables glandes salivaires » dont le produit de sécrétion, neutre ou alcalin, « possède la propriété caractéristique de la salive des Vertébrés de transformer rapidement les aliments féculents en glucose soluble et assimilable.

« Chez les espèces où les glandes salivaires font défaut, elles sont presque toujours remplacées par un revêtement épithélial de l'œsophage ou de l'œsophage et du jabot sécrétant un liquide qui peut avoir des propriétés salivaires (Hydrophiliens).

« Dans un grand nombre de cas (Insectes carnassiers, Orthoptères), l'œsophage se dilate en un jabot terminé par un appareil valvulaire étroit. Les aliments, plus ou moins divisés par les pièces buccales, s'accumulent dans ce jabot qui est très dilatable, y sont imprégnés par des liquides particuliers neutres ou alcalins et y subissent une action digestive évidente ayant pour résultat, chez les Insectes carnassiers, la transformation des matières albuminoïdes en substances solubles et assimilables analogues aux peptones, et chez les Insectes qui se nourrissent de matières végétales, une production abondante de sucre aux dépens de la fécule.

« Lorsque la digestion dans le jabot a pris fin, les matières........ glissent ou filtrent petit à petit au travers de l'appareil valvulaire (gésier des auteurs)........

« Dans l'intestin moyen, les matières alimentaires qui ont résisté à l'action du jabot, ou qui ont pénétré directement dans cet intestin chez les Insectes où le jabot et l'appareil valvulaire manquent, sont soumises à l'action d'un liquide alcalin ou neutre, jamais acide, sécrété soit par des glandes locales spéciales, comme chez les Orthoptères, soit par une multitude de petits cœcums glandulaires, comme chez beaucoup de Coléoptères, soit par une simple couche épithéliale Il n'a aucune analogie avec le suc gastrique des Vertébrés ; sa fonction est différente suivant le groupe auquel l'insecte appartient : chez les Coléoptères carnassiers il émulsionne activement les graisses ; chez les Coléoptères hydrophiliens il continue la transformation de

la fécule en glucose commencée dans l'œsophage ; chez les Scarabéiens il produit aussi le glucose, mais cette action est locale, elle se passe dans l'intestin moyen et pas ailleurs ; chez les chenilles de Lépidoptères, il détermine une production de glucose et de plus émulsionne les graisses ; enfin, chez les Orthoptères herbivores, il ne semble plus y avoir formation de sucre dans l'intestin moyen, ce corps serait produit et absorbé en totalité dès le jabot.

« L'intestin moyen se vide en général lentement et d'une manière continue dans l'intestin terminal dont la première portion, ordinairement grêle et longue, est très probablement le siège d'une absorption active », et peut-être aussi de « phénomènes digestifs secondaires »...

« Quelques substances résistent au travail digestif et sont rendues avec les excréments ; telles sont la chitine des téguments des Insectes, la cellulose végétale et la chlorophylle. » (p. 117, 118 et 119).

Presque en même temps que paraissait le remarquable travail de Plateau, Jousset de Bellesme (1875) publiait un mémoire analogue intitulé : *Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte*, dont il résumait les conclusions dans une Note présentée à l'Académie des Sciences (1876). Il étudie les ferments digestifs de cet animal, non plus en utilisant le contenu liquide du tube digestif, mais en recueillant les sucs actifs dans les glandes elles-mêmes. Il reconnaît ainsi « que l'agent unique de la digestion des matières amylacées est le produit de sécrétion des glandes œsophagiennes ou salivaires » lequel, contrairement à l'opinion de Basch (1858), « est sans action sur les aliments albuminoïdes ou gras ». Mais l'agent le plus important de la digestion est le produit des cœcums gastriques, qui n'agit pas sur les matières amylacées, mais qui « dissout avec une énergie remarquable les substances albuminoïdes, l'albumine coagulée, la caséine et en particulier la fibrine », et qui « possède encore la propriété d'émulsionner énergiquement les graisses » (p. 98).

Plateau (1876) confirma ces résultats chez la Blatte américaine (*Periplaneta americana*). Mais une polémique s'éleva entre les deux auteurs (1876), d'abord sur la question de savoir si le liquide des cœcums gastriques est alcalin ou acide, puis

au sujet de cette assertion de Plateau, que les fonctions des glandes gastriques seraient « différentes suivant le groupe auquel l'Insecte appartient », opinion que Jousset regardait comme « une véritable hérésie physiologique » (p. 463).

L'un des plus grands promoteurs de la physiologie comparée en Allemagne, Krukenberg (1882), dans une longue série d'études sur la digestion des Invertébrés, confirma pour *Periplaneta orientalis* et pour *Hydrophilus piceus* les résultats de ses prédécesseurs ; il s'efforça surtout de déterminer, par rapport aux ferments protéolytiques des animaux supérieurs, la nature de la diastase sécrétée par l'intestin moyen des Insectes, et conclut de ses recherches qu'elle était plutôt à considérer comme une trypsine agissant en milieu neutre ou alcalin.

A côté de la Blatte, un autre animal devint bientôt classique pour les études sur la physiologie de la digestion : c'est le Ver de farine ou larve de *Tenebrio molitor*. Frenzel (1882), dans sa monographie du tube digestif de cet insecte, montra que l'intestin moyen qui seul est producteur de sucs digestifs, sécrète un « diastatisches Ferment » digérant les hydrates de carbone (farine, amidon), dont le Ver fait sa principale nourriture, et aussi un « eiweissverdauendes Ferment » qui dissout la fibrine et la transforme en peptone. Frenzel refusa au Ver de farine la faculté de digérer les corps gras. Mais quelques années plus tard Biedermann (1898) reconnut chez le même animal, en outre des diastases déjà trouvées par Frenzel, un ferment lipolytique et une invertine ; il affirma que la cellulose n'était pas digérée par le *Tenebrio*, il montra que la diastase protéolytique de cet animal est analogue à la trypsine pancréatique, agissant en milieu alcalin et produisant de la tyrosine et du tryptophane ; enfin il fit voir que la coloration du contenu intestinal est due à l'action d'une oxydase sur la tyrosine.

Dans les travaux des auteurs décrivant le tube digestif chez certains Insectes, on trouve çà et là quelques observations physiologiques qui ne font guère que confirmer les faits déjà établis : c'est ainsi que Visart (1894), puis Sayce (1899), renouvelèrent sur les phénomènes digestifs des Orthoptères les observations de leurs prédécesseurs. De son côté Nazari (1899) soutint que chez le Ver à soie l'amidon est transformé seulement

en dextrine et que l'huile n'est pas digérée ; la fibrine par contre est rapidement dissoute.

Ayant remarqué que le miel naturel contient une invertine dédoublant le sucre de canne, Axenfeld (1903) eut l'idée de rechercher ce ferment dans l'intestin de l'Abeille ; il constata en effet sa présence surtout dans l'intestin antérieur. Il étendit cette étude à d'autres Insectes : l'intestin des Guêpes, de *Musca carnaria* invertit très activement le saccharose, ainsi que celui de beaucoup de Lépidoptères adultes et de Chenilles. Celui des Coléoptères (*Carabus*, *Dytiscus*, *Melolontha*, *Blaps*) est un peu moins actif ; les Notonectes, les Hydrophiles ont un pouvoir d'inversion moindre encore. L'intestin du Ver à soie décompose fortement la salicine, moins fortement l'æsculine, mais n'a pas d'action sur le saccharose, ni sur l'amidon. Tandis que l'intestin de *Musca carnaria* est très actif, celui de sa larve (qui vit sur la viande) ne montre aucune action.

Dans deux mémoires importants publiés la même année, Kobert (1903) et son élève W. Fischer (1903) exposèrent les résultats de leurs recherches sur certaines diastases des Invertébrés. Ces auteurs ont pris des animaux très variés, et en particulier quelques Insectes (Hannetons, Cochenilles, Cantharides) chez lesquels ils ont mis en évidence un ferment protéolytique digérant la fibrine, une présure, des oxydases, des diastases agissant sur les amylacées (amidon, glycogène, inuline), sur le saccharose, sur de nombreux glucosides, etc. Mais tous ces ferments ont été recherchés dans le corps entier des animaux qui étaient broyés finement pour la préparation d'extraits actifs. Aussi le travail de Kobert et de Fischer n'a-t-il qu'un lointain rapport avec la question plus précise des diastases du tube digestif.

A cette question se rattachent plus directement les observations de Porta (1904) sur la fonction pancréo-hépatique chez les Insectes. A la suite de recherches sur les différents ordres de cette classe d'animaux, Porta arrive à cette conclusion, que l'agent le plus important de la digestion chez les Insectes est le produit de sécrétion des follicules glandulaires situés soit dans les cœcums gastriques, soit dans les villosités, soit dans l'épaisseur de la paroi intestinale entre les faisceaux de la tunique musculaire. Ces glandes exercent à la fois les fonctions

du foie et du pancréas des animaux supérieurs, et leur sécrétion a un triple rôle : elle digère les albuminoïdes ; elle scinde les graisses en glycérine et acide gras ; elle dissout directement les acides gras, en formant un liquide fortement émulsionnant.

A partir de ce moment, nous trouvons dans la littérature une série de travaux se rapportant à la digestion chez les larves d'Insectes. C'est d'abord l'étude de Mme SIEBER et METALNIKOFF (1904), sur les chenilles de *Galleria mellonella* parasites des ruches, étude que METALNIKOFF (1908) a résumée et complétée dans un mémoire ultérieur. Ces savants ont établi que les chenilles de *Galleria* se nourrissent surtout de cire, qui est l'élément le plus indispensable de leur alimentation, et se contentent comme aliments azotés des substances étrangères contenant de l'Az (grains de pollen, mues des larves d'Abeilles, etc.) qu'on trouve dans les vieux rayons de miel. La digestion, chez ces chenilles, se fait en milieu alcalin ; l'intestin produit une diastase protéolytique agissant sur la fibrine, une amylase, une présure et une lipase, et il sécrète aussi probablement « un principe ou des principes dissolvant non seulement les éthers composant la cire (l'éther de l'acide palmitique et de l'alcool myricique), mais aussi les acides (l'acide cérotique), l'une et l'autre substance pouvant servir d'aliment aux chenilles » (1908, p. 537).

A peu près en même temps, SITOVSKI (1905) étudiait les chenilles d'une autre Teigne (*Tineola bisselliella*), lesquelles se nourrissent exclusivement de laine. Chez ces animaux l'intestin, au moins dans sa partie digestive, a une sécrétion alcaline. La digestion de la kératine serait due à une trypsine ; l'amidon est à peine transformé, et la cellulose pas du tout. La graisse est bien absorbée comme le montrent les colorations de chenilles obtenues avec des aliments gras artificiellement colorés.

SEILLIÈRE (1905) mit en évidence chez les larves de Coléoptères xylophages (*Phymatodes variabilis*) une diastase hydrolisant la xylane du bois.

GUYÉNOT (1907) étudiant la digestion chez quelques larves de Mouches appartenant au genre *Lucilia* arrive à cette intéressante conclusion que les larves absorbent exclusivement les aliments liquides directement assimilables, qui résultent de la

digestion des substances albuminoïdes par les microbes de la putréfaction ; par suite, elles « ont un travail digestif réduit au minimum et ne produisent pas de ferments solubles en quantité appréciable ». Elles « accélèrent la putréfaction des cadavres en favorisant la pullulation des microbes ». On peut donc dire qu' « il existe entre ces deux agents de la putréfaction une véritable symbiose ».

X. Roques (1909) a suivi la variation de trois diastases digestives dans l'intestin de *Limnophilus flavicornis* pendant la métamorphose. Il s'agit de l'amylase, de l'invertine et d'une diastase protéolytique. Leur dosage montre que :

« 1° L'activité digestive atteint chez la larve son maximum pendant la période qui précède la nymphose ;

« 2° Elle diminue considérablement, sans disparaître, au début de la nymphose ;

« 3° L'invertine, contrairement aux deux autres diastases qui présentent un minimum, va toujours en croissant » (p. 320).

Je ne ferai guère que mentionner le travail de Strauss (1909) sur les diastases des hydrates de carbone chez les Lépidoptères et les Diptères aux différents stades du développement. La recherche purement qualitative des dites diastases a été faite au moyen d'extraits préparés en broyant le corps entier des animaux, méthode grossière qui ne permet point de reconnaître la part à attribuer au tube digestif dans la production des ferments.

Abderhalden et Heise (1909) ont mis en évidence dans le tube digestif de nombreux Invertébrés la présence de ferments peptolytiques, décomposant la glycyl-l-tyrosine et une peptone riche en tyrosine, la peptone Roche, avec formation de tyrosine qu'on peut recueillir et peser. Plusieurs Insectes : *Libellula*, *Blatta orientalis*, larve de *Tenebrio Molitor*, Scarabée, *Pieris brassicæ*, Noctuelle, *Porthesia chrysorrhea* ont fourni aux auteurs des résultats positifs.

Pour terminer cet exposé, je citerai le travail récent de Portier (1911) sur la digestion des Dytiscides et des Hydrophilides. Reprenant certains faits, antérieurement observés et décrits par Nagel (1896), Portier montre que la larve du Dytique, ayant enfoncé ses crochets mandibulaires dans le corps de sa victime, lui injecte un liquide qui a la propriété de

solubiliser rapidement les tissus de la proie ; cette opération accomplie, elle aspire le liquide enrichi des produits de digestion et procède ainsi par injection et aspiration successives, jusqu'à ce qu'elle ait épuisé le contenu de sa proie ; chez l'imago, le mécanisme est le même, mais l'épuisement des tissus de la proie se fait à l'intérieur du jabot. Au point de vue des zymases présentes dans le suc digestif de la larve et de l'imago, Portier se borne à signaler la présence d'une trypsine, solubilisant la fibrine.

Tout récemment P. Rolland (1914) a publié les résultats de ses recherches sur les diastases des Orthoptères, recherches effectuées parallèlement aux miennes et à l'aide de la même technique. Il signale pour la première fois la présence de l'invertine dans les sucs digestifs des Orthoptères et montre que chez eux le rôle le plus important dans la sécrétion des ferments digestifs est joué par les cœcums de l'intestin moyen. Il pose enfin cette conclusion physiologique que les ferments dominant dans les sucs intestinaux de ces Insectes, tous nettement phytophages, sont les diastases hydrolisant les hydrates de carbone ; les lipases ne lui ont montré qu'une activité très faible ; l'activité protéolytique n'est notable que chez *Locusta*, qui présente justement des habitudes fréquemment carnivores.

La plupart des travaux que je viens d'analyser n'ont guère fait qu'établir l'existence de diastases digestives chez les Insectes et laissent complètement dans l'ombre les variations quantitatives de ces diastases. A part le travail de Roques (1909) et celui de Rolland (1914), on peut dire que dans tous les autres, la recherche des diastases a été seulement qualitative, et l'étude des sécrétions digestives envisagée à un point de vue purement statique.

Je me suis au contraire attaché pour ma part à établir comment varient chez les Coléoptères, en quantité et en qualité à la fois, les sécrétions digestives. J'ai ainsi dosé la production de cinq diastases dans l'intestin moyen de ces animaux. L'intestin moyen est la seule partie réellement sécrétrice du tube digestif, et sa constitution histologique très simple où n'entrent que peu ou pas d'éléments musculaires permet d'utiliser un produit de macération de cet organe ; on n'a pas à craindre de rencontrer d'autres diastases que celles produites par la

muqueuse sécrétante elle-même. Voici comment j'ai toujours préparé cet extrait actif de l'intestin moyen :

J'utilisais des animaux conservés le moins longtemps possible après leur capture, nourris au laboratoire avec les aliments qu'ils consomment le plus volontiers à l'état de liberté, et toujours régulièrement soumis, avant d'être disséqués, à un jeûne d'une durée moyenne, suffisante pour que la muqueuse intestinale ne puisse se ressentir du dernier travail digestif, et pas assez longue pour que les animaux aient à souffrir des effets de l'inanition : une durée de jeûne d'un jour et demi à deux jours m'a paru être la plus convenable.

Le lot d'Insectes qui servait à une expérience était rapidement disséqué, sous la loupe binoculaire, dans l'eau physiologique à 7,5 pour 1.000. Les intestins moyens, débarrassés des trachées, des lambeaux de corps gras et des tubes de Malpighi, étaient fendus dans leur longueur et, ainsi ouverts, rincés dans de l'eau physiologique ; ils étaient rassemblés dans un verre de montre, et finalement pesés avec soin.

Je les broyais alors avec du sable fin de Fontainebleau et j'additionnais la bouillie ainsi obtenue d'une solution de fluorure de sodium à 2 pour 100, à raison de 1 cm³ pour 0 gr. 05 d'intestin. Cette préparation était mise à macérer pendant 4 heures à l'étuve, à 30-32°, avec un cristal de thymol. Au bout de ce temps, le liquide de macération était filtré sur papier. C'est dans cet extrait actif qu'étaient recherchées et dosées les cinq diastases suivantes :

1° Une diastase protéolytique ;
2° Une monobutyrinase ;
3° Une lipase ;
4° Une invertine ;
5° Une amylase.

L'étude de ces divers ferments fera l'objet des chapitres II, III et IV.

Dans un chapitre terminal (chapitre V) consacré à la discussion générale de la théorie classique sur l'adaptation des diastases, j'apporterai la gerbe de mes résultats personnels à la moisson des faits déjà recueillis sur ce terrain par les physiologistes, et je serai conduit à exposer comment il faut, selon moi, accepter et comprendre la notion d'adaptation physiologique.

CHAPITRE II

DIASTASE PROTÉOLYTIQUE

L'activité protéolytique du suc de macération préparé avec l'intestin moyen de divers Coléoptères adultes a été mesurée par la méthode des tubes de Mett. C'est un procédé éminemment simple, qui ne peut évidemment pas renseigner sur le terme chimique jusqu'auquel est conduite la protéolyse. Mais l'étude que j'ai voulu faire est une étude de physiologie cinématique, et non de chimie biologique ; et pour établir une première comparaison entre les diverses espèces de Coléoptères, il y avait avantage à faire usage d'une méthode simple et rapide, suffisamment précise au reste pour permettre un classement exact des divers types au point de vue de leur activité protéolytique.

Les tubes de Mett étaient préparés avec de la gélatine à 5 pour 100. Chacun d'eux était placé dans 2,5 cm³ de suc de macération d'intestin, pendant vingt-quatre heures, à la température du laboratoire. Par surcroît de précautions, et malgré que le liquide actif fût à base de fluorure de sodium, un cristal de thymol était ajouté à ce liquide pour en assurer l'antisepsie. D'ailleurs un tube témoin placé dans 2,5 cm³ de suc actif, préalablement porté à 100° C, permettait de s'assurer que les phénomènes de digestion observés étaient bien dus à une action diastasique.

C'est généralement par la longueur de la colonne de gélatine digérée qu'on exprime le pouvoir protéolytique d'un suc digestif. Cependant Schutz et Borissow ont montré que ce n'était point

là le rapport exact et que les pouvoirs digestifs de divers sucs protéolytiques étaient entre eux, non point comme les vitesses de digestion, mais comme les carrés de ces vitesses, c'est-à-dire comme les carrés des millimètres de gélatine digérés dans un même temps par les sucs.

C'est de cette formule plus rigoureuse que j'ai fait usage, et le tableau suivant, où je réunis, pour chaque espèce étudiée, les résultats obtenus dans les divers essais, avec leur moyenne, exprime les pouvoirs digestifs par les carrés des longueurs de gélatine digérées.

Espèces	Dates de l'expérience	Résultats	Moyenne
Silpha littoralis . . .	27 mai 1911 30 mai 1911	484 400	442
Carabus auratus . . .	13 juin 1910 15 juillet 1910 15 mai 1911	196 132 181	170
Dytiscus marginalis . .	17 juin 1910 12 décembre 1910 29 décembre 1910 9 janvier 1911	181 100 121 181	146
Hydrous piceus. . . .	24 juin 1910 1 juillet 1910 7 novembre 1910	72 16 36	41
Geotrupes sylvaticus . .	20 juin 1910 8 juillet 1910 11 juillet 1910 9 juin 1911	72 4 16 16	17
Melolontha vulgaris . . .	27 mai 1910 6 juin 1910 14 mai 1912	4 0 0	1,3
Polyphylla fullo . . .	19 juillet 1910 22 juillet 1910	0 0	0
Otiorynchus atroapterus .	4 juillet 1910	0	0
Blaps mucronata . . .	9 juin 1910 26 octobre 1910	0 0	0

De la simple comparaison de ces chiffres, et en faisant inter-

venir la considération du régime, on peut conclure qu'il y a une étroite relation entre la nature de celui-ci et le pouvoir protéolytique de l'intestin chez les espèces étudiées :

En tête viennent les types carnivores et nécrophages ; tout au bas de l'échelle au contraire viennent les Coléoptères végétariens, chez lesquels on ne parvient généralement point, par la méthode de Mett, à déceler le moindre pouvoir protéolytique : les sucs obtenus par macération de la muqueuse digestive sont impuissants à dissoudre de la gélatine à 5 pour 100. Dans une seule expérience sur *Melolontha vulgaris*, il y eut 2 mm. de gélatine dissous ; mais cette expérience fut un de mes premiers essais sur le Hanneton dans lesquels j'éprouvai de grandes difficultés à débarrasser complètement la paroi du tube digestif des tubes de Malpighi étroitement appliqués contre elle ; mes notes portent relativement à cette première expérience, que l'intestin moyen de 13 Hannetons sacrifiés ce jour-là fut « *à peu près* complètement dépouillé des tubes de Malpighi ».

Peut-être faut-il attribuer à cet *à peu près*, qui laisse soupçonner l'introduction de quelques fragments de tubes de Malpighi dans la préparation du suc de macération, le résultat positif de cette expérience, qui s'oppose au résultat toujours négatif fourni par les autres essais sur la même espèce. Au reste, ce résultat négatif n'implique point que la muqueuse intestinale des Hannetons soit absolument dépourvue de tout pouvoir protéolytique ; il signifie seulement que ce pouvoir protéolytique est ici trop faible pour être mis en évidence par la dissolution d'une gélatine à 5 pour 100.

Ainsi les Coléoptères végétariens paraissent ne sécréter, contrairement aux espèces carnivores, que des quantités très faibles de diastase protéolytique. Entre ces deux groupes extrêmes, s'intercalent deux espèces qui occupent une position moyenne. L'une, *Hydrophilus piceus*, normalement herbivore comme imago, est carnivore pendant toute la période larvaire, et souvent encore se repaît de proies à l'état adulte.

Pour l'autre, *Geotrupes sylvaticus*, j'ai déjà fait ressortir (p. 21) qu'elle se nourrissait d'aliments relativement assez riches en substances protéiques, consistant surtout en excréments de grands Mammifères et en Champignons pourris.

Voilà donc encore deux espèces chez lesquelles la production de diastase protéolytique paraît liée à l'usage des aliments albuminoïdes, et proportionnée à l'importance de cet usage.

Ainsi, toutes les espèces que j'ai étudiées et comparées au point de vue de leur activité protéolytique intestinale, ont montré que cette activité était directement en rapport avec la nature plus ou moins albuminoïde des aliments, considérable chez les types carnivores ou nécrophages, très faible chez les Coléoptères franchement végétariens. *Il y a donc, chez les Coléoptères, une adaptation parfaite de la production de diastase protéolytique à la nature du régime alimentaire.*

CHAPITRE III

MONOBUTYRINASE, LIPASE

Lorsque j'entrepris mes premières recherches sur les diastases des Coléoptères, j'eus l'idée, voulant étudier et doser une lipase chez ces animaux, d'employer la technique dont s'est servi Hanriot (1897) pour la prétendue lipase du système sanguin. Elle consiste à saponifier par le ferment que l'on étudie, un éther simple de la glycérine, la monobutyrine, et à doser, par un titrage acidimétrique, l'acide butyrique mis en liberté. Employée avec un contrôle rigoureux des conditions d'asepsie, cette méthode est bien capable de mettre en évidence toute action diastasique dédoublant la monobutyrine et les éthers-sels analogues. Je l'ai mise en œuvre de la façon suivante :

10 cc. d'une solution de monobutyrine à 1 pour 100 étaient additionnés de 1 cc. du suc de macération à étudier ; ce mélange auquel étaient ajoutées quelques gouttes de phtaléine du phénol, était ensuite saturé exactement par une solution de carbonate de soude.

Un témoin était préparé de façon identique, sauf que le suc actif était préalablement porté à 100° C avant d'être ajouté à la monobutyrine.

Le tout était placé à l'étuve à 38-40° pendant 24 heures, au bout desquelles l'acide butyrique, mis en liberté, était dosé au moyen d'une solution de CO^3Na^2 renfermant 2 gr. 12 par litre. Le nombre de gouttes alcalines, nécessaire pour saturer l'acidité du liquide et compté avec une pipette donnant vingt gouttes au centimètre cube, mesurait l'activité lipasique du suc étudié.

Le flacon témoin assurait dans tous les essais un contrôle suffisant. La neutralisation de ce mélange témoin, en présence de phtaléine, accusait chaque fois une légère acidité, qui se développait également, sous les mêmes conditions, dans la solution pure de monobutyrine, et qui se neutralisait toujours par le même nombre de gouttes, 4 ou 5, de la solution de carbonate de soude. Ce nombre de 4 ou 5 était chaque fois déduit du nombre de gouttes nécessaire pour neutraliser l'acidité de la digestion normale, de sorte que la différence mesurait sans erreur le dédoublement diastasique de la monobutyrine.

J'ai ainsi obtenu les résultats suivants :

Espèces	Dates des expériences	Résultats	Moyenne
Silpha littoralis . . .	27 mai 1911 31 mai 1911	10 6	8
Carabus auratus . . .	15 juillet 1918 15 mai 1911 19 mai 1911	6 3 8	5,6
Dytiscus marginalis . .	12 décembre 1910 19 décembre 1912 9 janvier 1911	5 5 6	5,3
Hydrous piceus. . . .	24 juin 1910 27 juin 1910 1 juillet 1910 7 novembre 1910	13 9 12 5	9,7
Geotrupes sylvaticus . .	20 juin 1910 8 juillet 1910 11 juillet 1910 9 juin 1911	7 6 2 2	4,2
Melolontha vulgaris . .	20 mai 1910 23 mai 1910 27 mai 1910 30 mai 1910 6 juin 1910	41 37 38 37 34	37,4
Polyphylla fullo . . .	19 juillet 1910 22 juillet 1910	37 29	33
Blaps mucronata . . .	9 juin 1910 26 octobre 1910	20 29	24,5

On voit que ce sont les *Blaps*, et surtout les Melolonthiens, Insectes franchement végétariens, qui montrent la plus active production de diastase saponifiant la monobutyrine. Chez les Coléoptères carnivores, chez les *Geotrupes*, type des Bousiers, cette diastase n'existe qu'en quantité minime.

Ces résultats, qui furent publiés dans une note à l'Académie des Sciences le 23 janvier 1911, n'étaient pas ceux que j'avais attendus *a priori*, lorsque j'avais entrepris d'étudier une diastase digérant les corps gras chez les Coléoptères : au lieu que ce soient les Insectes carnivores, à alimentation riche en graisses, qui manifestent la plus grande activité lipasique, c'étaient au contraire les Mélolonthiens, franchement végétariens, qui saponifiaient le mieux la monobutyrine. Il semblait qu'il y eût là contradiction entre les faits que je publiais et la conclusion que j'en tirais dans ma note : à savoir que le régime alimentaire est le facteur qui détermine la nature et l'activité des sécrétions digestives.

Ce n'était là cependant qu'une contradiction apparente. Le ferment que j'avais étudié dans la muqueuse digestive des Coléoptères, s'il dédouble la monobutyrine et les éthers-sels analogues, n'agit pas sur les triglycérides et les lécithines que dédoublent seulement les vraies lipases. Autrement dit, j'avais dosé une *monobutyrinase*, il me restait à doser une *lipase* vraie.

La recherche d'une lipase dans un suc de macération aqueuse présente d'assez grandes difficultés, surtout lorsqu'elle doit être faite dans ces conditions de sensibilité et de précision permettant un dosage exact. La plus grosse de ces difficultés consiste dans l'impossibilité d'obtenir sans des appareils fort coûteux, des émulsions assez fines et assez stables, se prêtant à l'action de sucs actifs, dont le pouvoir lipasique est relativement très faible.

Aussi divers essais où j'essayai de saponifier par une petite quantité de mes sucs de macération, des huiles naturelles (huile d'olives, huile de pied de bœuf, etc.) grossièrement émulsionnées par secouage, ne me donnèrent-ils aucun résultat. Bien des causes durent concourir à cet échec : imperfection de l'émulsion, ne permettant pas un contact suffisant et assez

prolongé des globules gras et de la diastase, réaction défavorable du milieu, due à la légère acidité des huiles commerciales, etc., etc.

J'eus alors recours à un corps gras naturel, s'émulsionnant facilement de lui-même, la lécithine du jaune d'œuf. On sait que la léthicine est hydrolisée par toutes les lipases qui saponifient les corps gras ordinaires, et qu'elle est dédoublée sous leur influence en choline, acides gras et acide glycérophosphorique. Par un titrage acidimétrique on peut donc avoir une mesure de la quantité de lécithine transformée, et par suite de l'activité lipasique qui produit la transformation.

J'opérais de la façon suivante :

Je préparais une émulsion de jaune d'œuf en agitant un certain poids de jaune frais dans cinq fois ce poids d'eau distillée.

10 cc. de cette émulsion étaient additionnés de 2 cc. du suc actif, et le mélange était mis à l'étuve à 38-40°C pendant 24 heures. Un vase analogue, mais où on mettait 2 cc. de suc actif préalablement porté à 100°C, servait de témoin.

Le dosage était fait à la potasse 1/40 normale, en présence de phénol-phtaléine, après que le mélange avait été étendu par l'addition de 50 cc. d'eau distillée.

Le flacon témoin accusait généralement une légère acidité mesurée, suivant les cas, par 3 à 4 cc. de potasse 1/40 normale. Elle provient normalement du jaune d'œuf, ainsi qu'il est facile de s'en assurer avec l'émulsion fraîchement préparée, avant tout séjour à l'étuve. Cette acidité naturelle était dans tous les cas déduite de l'acidité totale dosée dans le liquide de digestion ; on obtenait ainsi l'acidité développée par l'action diastasique.

Au degré de dilution où se faisait le dosage, il n'était point difficile, malgré la coloration du jaune d'œuf, de saisir le virage de teinte et, avec quelque habitude, on arrivait, à une goutte près, à établir l'égalité de teinte entre le flacon à digestion et le flacon témoin.

Après titrage de la solution de potasse employée pour le dosage acidimétrique, une correction était faite pour exprimer le résultat par un certain volume de potasse *exactement 1/40 normale*.

Je prends un exemple :

8 juin 1912. — Expérience sur *Carabus auratus* (8 individus).

Le dosage acidimétrique me donne les chiffres suivants :

Emulsion lécithine + 2 cc. suc actif normal . . .	6,5 cc.
Emulsion lécithine + 2 cc. suc actif porté à 100°C .	3,2 cc.
Emulsion lécithine seule avant ou après séjour à l'étuve	3,2 cc.
Différence mesurant l'acidité développée par action diastasique	3,3 cc.

Mais la solution de potasse employée pour ce dosage n'est pas exactement 1/40 normale ; il en faut 10,7 cc. pour saturer 10 cc. de liqueur acide 1/40 normale. Par conséquent les 3,3 cc. obtenus correspondent à $\frac{10 \times 3,3}{10,7} = 3,1$ cc. de solution de potasse 1/40 normale.

C'est par ce chiffre de 3,1 exprimant la quantité de liqueur alcaline 1/40 normale nécessaire pour saturer l'acidité développée dans la digestion de la lécithine, que je mesure le pouvoir lipasique du suc employé pour cette digestion. Pratiquement, pour avoir affaire à des nombres entiers, je le multiplie par 10 et je dis que le pouvoir lipasique du suc digestif de *Carabus auratus* est de 31.

Mes recherches sur la lipase du tube digestif des Coléoptères ont été tardivement commencées et sont un peu moins poussées comme nombre d'expériences et d'espèces étudiées, que celles sur les autres diastases ; cependant la comparaison s'établit suffisante avec le Carabe et le Dytique carnivores, l'Hydrophile allotrophique, le Géotrupe coprophage, le Hanneton végétarien ; les résultats exposés dans le tableau ci-contre sont parfaitement nets, et pour chaque espèce toute détermination ultérieure n'offrirait plus d'autre intérêt que de fixer mieux la précision des chiffres, sans changer l'ordre de classement :

Espèces	Dates des expériences	Résultats	Moyenne
Dytiscus marginalis . .	26 juin 1911 30 juin 1911 18 juin 1912 27 novembre 1913	37 31 30 43	35
Carabus auratus . . .	7 juillet 1911 8 juin 1912 10 juin 1912 9 juin 1914	27 31 31 32	30
Hydrous piceus. . . .	15 juin 1912 24 juin 1912	2 7	4,5
Geotrupes sylvaticus . .	4 juillet 1911 6 juillet 1912 16 octobre 1913	0 2 0	0,7
Melolontha vulgaris . .	18 mai 1912 20 mai 1912	0 0	0

Avant de vouloir tirer de ces résultats les conclusions qu'ils comportent, il est nécessaire de les préserver tout de suite d'une objection qui, à bon droit, pourrait leur être adressée et dont je me suis préoccupé tout le premier.

On sait toute l'importance qu'a la réaction du milieu où s'opère une digestion lipasique pour les résultats de cette digestion. Les lipases agissent mal en milieu acide, et d'autant mieux que l'on est plus près des conditions de neutralité et même d'alcalinité. Quelques physiologistes admettent que des variations de quelques centièmes dans l'acidité du milieu peuvent faire varier l'action de certaines lipases de 1 à 10. Or, l'acidité introduite par le jaune d'œuf n'est pas toujours exactement la même dans les diverses expériences ; si cette acidité a une grande influence, les résultats eux-mêmes ne sont pas comparables. Il était donc nécessaire de se rendre compte avec précision du rôle joué par l'acidité du jaune d'œuf, en se plaçant dans des conditions d'exacte neutralité initiale.

Nous pouvons préalablement remarquer, cependant, que la constance des résultats obtenus dans les divers essais sur une même espèce sans neutralisation initiale, nous permet de con-

sidérer ici le rôle de la réaction du milieu comme tout à fait secondaire. Chez une même espèce, les chiffres obtenus sont toujours très sensiblement voisins. Peut-être le léger écart qu'il y a entre eux est-il dû précisément à ces différences d'acidité initiale. Mais on se rend compte tout de suite qu'il n'a pu y avoir là une cause d'erreur grave, faussant toute la sériation des espèces.

J'ai fait cependant une vérification formelle en répétant quelques expériences dans des conditions plus rigoureuses en ce qui concerne la réaction du milieu, c'est-à-dire en neutralisant exactement le mélange (jaune d'œuf + suc intestinal) avant de le mettre à l'étuve. J'ai fait ces essais de façon comparative en opérant à la fois sur mélange neutralisé et sur mélange non neutralisé. En voici les résultats :

Dytiscus marginalis .	Mélange non neutralisé . .	43
	Mélange neutralisé	42
Carabus auratus . .	Mélange non neutralisé . .	32
	Mélange neutralisé	36
Geotrupes sylvaticus .	Mélange non neutralisé . .	0
	Mélange neutralisé	0

Comme on le voit par ces trois exemples, la neutralisation préalable du mélange de digestion paraît n'avoir aucune influence notable sur le résultat final. Nous pouvons donc admettre que les chiffres de la page 232 ne sont point faussés par le degré d'acidité initial du mélange en expérience, et qu'ils expriment bien l'activité lipasique du suc intestinal chez les diverses espèces.

A propos des résultats relatifs à la lipase, je ferai remarquer tout d'abord qu'ils s'éloignent complètement des résultats relevés dans l'étude de la monobutyrinase, qu'ils s'opposent même très nettement à eux ; ici ce ne sont plus les Hannetons, les Insectes végétariens qui viennent en tête, mais bien les Carnivores, Dytiques et Carabes. Monobutyrinase agissant sur les mono-éthers de la glycérine, et lipase dédoublant les graisses et les lécithines sont bien deux diastases tout à fait distinctes, réparties l'une et l'autre de façon particulière et différente chez les diverses espèces de Coléoptères. La monobutyrinase n'est

bien représentée que chez les végétariens, la lipase seulement chez les carnivores.

La présence de la monobutyrinase chez les végétariens, c'est un fait qu'il nous est difficile de mettre en rapport avec le régime. Nous ne savons point en effet comment sont représentés dans l'alimentation des Coléoptères ces éthers simples de la glycérine, monobutyrine, monoacétine, etc., qu'est susceptible de dédoubler la monobutyrinase. Il se peut qu'ils soient plus abondants dans les tissus végétaux que dans les proies animales et que la présence de cette diastase soit une adaptation à un régime exclusivement composé de tissus végétaux. Mais il se peut aussi que la monobutyrinase soit, dans l'intestin des Mélolonthiens, dépourvue de rôle physiologique. Tant que les chimistes ne nous auront pas mieux renseignés sur la présence des monoglycérides dans les substances naturelles dont se nourrissent les Coléoptères, nous serons empêchés de conclure.

Mais il n'en est pas de même à propos de la lipase que j'ai décelée et dosée en utilisant son action sur la lécithine. Cette lipase n'est abondante que chez les types carnivores, Dytiques et Carabes ; elle est à peine représentée chez l'Hydrophile, dont le régime végétarien peut se mélanger d'aliments animaux ; les *Geotrupes* n'en offrent que des traces ; et on n'en constate plus du tout, au moins par le procédé de recherche dont j'ai fait usage, chez le Hanneton.

Or précisément, les proies dont se nourrissent Dytiques et Carabes renferment une notable proportion, souvent même considérable, de graisses phosphorées et de graisses ordinaires, saponifiables, comme la lécithine, par la lipase intestinale de ces Coléoptères. Au contraire les graisses, si facilement absorbables par la muqueuse de l'intestin, ne doivent plus exister que sous forme de traces dans les excréments que consomment les Bousiers. Et on peut dire qu'il n'y a même plus traces de corps gras dans les feuilles d'arbres que dévore le Hanneton.

Nous constatons là, par conséquent, un parallélisme étroit, analogue à celui que j'ai fait ressortir au chapitre précédent pour la diastase protéolytique, et nous pouvons l'exprimer en disant :

La production d'une lipase intestinale, chez les Coléoptères, est en rapport étroit avec la teneur plus ou moins élevée en corps gras des substances qui composent normalement l'alimentation.

CHAPITRE IV

INVERTINE — AMYLASE

Les récentes recherches de quelques physiologistes, parmi lesquels il faut citer surtout Giaja (1909) et Bierry (1911), ont montré que les Invertébrés se caractérisaient par une extraordinaire richesse en ferments hydrolisant les hydrates de carbone ; tandis que les animaux supérieurs ne sécrètent pas de ferments solubles capables d'hydroliser des sucres à poids moléculaire plus ou moins élevé, comme le raffinose, le gentianose, le stachyose; des polysaccharides encore plus condensés comme l'inuline, les diverses celluloses, etc., beaucoup de Mollusques et de Crustacés possèdent les diastases nécessaires à la digestion de ces corps, en outre des diastases beaucoup plus banales, lactase, maltase, invertine, amylase. Straus (1909) qui a étudié des extraits d'Insectes et de larves a décelé également dans les tissus de ces animaux la présence de diastases assez variées agissant sur divers hydrates de carbone. Il semble que d'une façon très générale, Mollusques et Arthropodes soient capables de produire une grande quantité et une grande variété de ferments solubles, dont quelques-uns n'ont pas encore été rencontrés chez les animaux d'organisation plus élevée.

Mon but n'a pas été de chercher à caractériser chez les Coléoptères le plus grand nombre possible de diastases (1).

(1) Pareille étude prend un intérêt plutôt chimique que biologique, lorsque les corps hydrolisables par ces diastases se classent parmi les produits de synthèse et les curiosités de laboratoire, plutôt qu'ils n'entrent

Je me suis borné à y doser deux diastases très banales des hydrates de carbone : l'invertine ou sucrase, et l'amylase. La technique employée était la suivante :

Je faisais agir pendant 24 heures à 38-40°, 2 cc. de suc de macération d'intestin moyen sur 10 cc de solution de saccharose à 2 pour 100, dans le cas de l'invertine, ou sur 10 cc. d'empois d'amidon à 1 pour 100. dans le cas de l'amylase. La solution de saccharose et l'empois d'amidon étaient fluorés à raison de 1 pour 100. Des flacons témoins dans lesquels était mis du suc de macération préalablement porté à 100°, assuraient le contrôle dans chaque expérience.

Au bout des 24 heures de digestion, les sucres réducteurs étaient dosés dans les liqueurs par la très précise méthode de Mohr modifiée par G. Bertrand (1906). Le faible volume des liquides en expérience ne permettait point de faire précéder ce dosage d'une défécation ; il y avait là une légère cause d'erreur consistant dans la réduction de la liqueur cuprique par les substances albuminoïdes introduites avec le suc de macération d'intestin. Mais on pouvait supposer que la quantité de matières albuminoïdes introduites par 2 cc. de suc était sensiblement la même dans tous les essais, et que par conséquent l'erreur

dans la nourriture usuelle des animaux. Certes, la nature des diastases, leur mode d'action, leur spécificité sont, pour le chimiste, des questions de premier ordre dont la solution ne peut que gagner à la découverte de nouveaux ferments produits par les êtres vivants et capables d'agir sur des corps de complexité plus ou moins grande et de configuration connue ou hypothétique. Mais le biologiste n'est plus directement intéressé par la découverte de ces diastases rares, ne jouant vraisemblablement dans la vie de l'animal et, en particulier, dans ses fonctions digestives, aucun rôle physiologique, puisque l'animal n'entre jamais en contact avec les corps chimiques que ces diastases peuvent hydroliser et à l'aide desquels dans le laboratoire on les caractérise. Ces réactions chimiques, en dehors desquelles nous n'avons aucun moyen de reconnaître un ferment soluble, ne prennent de sens pour le physiologiste que si elles s'accomplissent habituellement dans le corps de l'animal, si la propriété diastasique de *fonction chimique* devient *fonction physiologique*. Ce que je dis là des diastases pourrait être répété à propos des toxines que l'on découvre chaque jour plus nombreuses et plus variées chez les êtres vivants, et qui n'ont que bien rarement dans la vie de ceux-ci une utilisation physiologique. La présence dans le corps animal de diastases et de venins sans utilisation fonctionnelle est d'ailleurs intéressante à un autre point de vue : celui de l'origine physiologique de ces corps et de l'interprétation qu'on peut donner de leur production.

étant constante ne pouvait nuire à la comparaison des résultats obtenus. Je n'ai cependant pas eu recours à ce pis-aller. J'ai mesuré dans tous les cas la quantité de cuivre réduite par le contenu du flacon témoin, et cette quantité de cuivre, ordinairement très faible, parfois nulle, était déduite de la quantité de cuivre réduit constatée dans le flacon à digestion. J'avais ainsi par différence les nombres mesurant la réduction opérée véritablement par les sucres résultant de la digestion. Ces sucres ont toujours été évalués d'après la table donnée par G. Bertrand, pour le sucre interverti.

Je considère les quantités de sucre réducteur ainsi trouvées comme mesurant le pouvoir diastasique des divers sucs de macération, admettant ainsi, à la suite de la plupart des physiologistes, que la vitesse de la réaction diastasique, c'est-à-dire la quantité de sucre réducteur formée en un temps donné, est proportionnelle à la quantité de ferment mise en œuvre (1).

Examinons d'abord les résultats concernant l'invertine :

La première constatation à faire, parmi ces résultats, est l'extraordinaire puissance d'inversion du suc obtenu par macération de l'intestin de certaines espèces carnivores, *Silpha littoralis* et *Carabus auratus*. En faisant agir 2 cc. du suc obtenu avec cette dernière espèce, sur 10 cc. de solution de saccha-

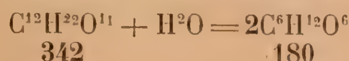
(1) A la suite de ses recherches sur l'amylase, Mlle Philoche (1908) arrive à propos de ce dernier ferment à une loi un peu différente : « L'action de l'amylase sur l'amidon, dit-elle (p. 82), n'est pas directement proportionnelle à la quantité de diastase. La relation qui relie la concentration en diastase c à la quantité x de maltose formée est de la forme :

$$\frac{x}{c} = B - Ac \quad \text{ou} \quad x = Bc - Ac^2$$

dans laquelle A et B sont deux constantes déterminées par l'expérience ».

D'ailleurs, l'auteur fait remarquer que « quand la concentration c est petite, le terme $-Ac^2$ devient négligeable et la relation prend alors la forme : $x = Bc$, c'est-à-dire qu'alors la vitesse d'hydrolise est proportionnelle à la quantité de diastase ». Or il n'est pas douteux que, dans les conditions où j'ai préparé et employé mes sucs de macération, les diastases se trouvaient en concentration très faible en présence des substances à transformer. Dès lors il est légitime de considérer la quantité de substance hydrolisée en un temps donné comme mesurant directement la quantité de diastase introduite par le suc de macération.

rose à 2 pour 100, c'est-à-dire sur 200 mg. de saccharose, j'obtins, comme poids de sucre interverti, dans les deux premières expériences, respectivement 212,1 mg. et 209,1 mg. Or il est facile de calculer, en considérant la formule :



$$\underset{342}{C^{12}H^{22}O^{11}} + H^2O = \underset{180}{2C^6H^{12}O^6}$$

que 200 mg. de saccharose donnent par inversion totale 210,5 mg. de sucre réducteur. Il était évident que les 200 mg. de saccharose mis en expérience avaient été complètement transformés.

Espèces	Dates des expériences	Résultats	Moyenne
Silpha littoralis . . .	27 mai 1911 30 mai 1911 31 mai 1911	Total id. id.	Total
Carabus auratus . . .	15 juillet 1910 15 mai 1911 19 mai 1911	Total id. id.	Total
Dytiscus marginalis . .	12 décembre 1910 19 décembre 1910 9 janvier 1911	0 Traces (?) 0	0
Hydrous piceus. . . .	24 juin 1910 27 juin 1910 1 juillet 1910 7 novembre 1910	85,8 73,8 44,2 74,2	69,5
Geotrupes sylvaticus . .	20 juin 1910 8 juillet 1910 11 juillet 1910 9 juin 1911	36,2 26 40,8 31,4	33,6
Melolontha vulgaris . .	30 mai 1910 3 juin 1910 14 mai 1912	12,4 12,4 10,4	11,7
Polyphylla fullo . . .	22 juillet 1910	11,5	11,5
Blaps mucronata	26 octobre 1910	17,5	17,5

Je renouvelai l'essai en doublant la teneur en saccharose de la solution à digérer, en la triplant même dans une expérience

sur *Silpha littoralis*. J'obtins dans tous les cas des quantités de sucre réducteur correspondant à la transformation totale de la quantité de saccharose mise au contact des 2 cc. de suc diastasique. Bien entendu ces expériences furent faites dans de rigoureuses conditions de sécurité qui ne me laissèrent aucun doute sur la réalité d'une action diastasique.

L'existence, chez ces deux espèces de Coléoptères, d'un aussi extraordinaire pouvoir d'inversion, hors de proportion avec celui que j'ai constaté chez toutes les autres espèces étudiées, pose un problème pour lequel j'ai dû me contenter d'une solution provisoire, en recourant à une hypothèse suggérée par les idées de Duclaux. On sait que pour Duclaux (1899), dans la digestion du saccharose, ce sont « seulement les microbes qui interviennent avec leurs diastases, ou celles dont ils ont fini par imprégner les leucocytes ou la muqueuse du canal digestif. On a relevé la présence de ces sucrases en quelque sorte exogènes dans l'intestin du chien, du lapin, des oiseaux, des poissons, des grenouilles, d'un grand nombre d'insectes » (p. 501). Conformément à cette opinion, j'incline à croire que l'invertine, produite en extraordinaire quantité par l'intestin des Carabes et des Silphes, n'est pas une *diastase physiologique*, c'est-à-dire sécrétée d'une façon normale par l'intestin de ces animaux, mais qu'elle est due à des bactéries qui en ont imprégné les cellules de la muqueuse, ou qui la laissent exsuder, même en présence de fluorure de sodium, dans les expériences de digestion de saccharose. Je ne vois point la possibilité de comprendre autrement la présence, chez les deux espèces citées, d'une invertine incomparablement plus abondante ou plus active que chez les autres espèces. La flore de Bactéries produisant cette invertine serait particulière aux carnivores terrestres, puisque le Dytique, carnivore aquatique, en est totalement dépourvu.

En dehors de cette hypothèse provisoire, je dois, pour le moment, laisser rentrer le cas des Carabes et des Silphes parmi les données inattendues et inexplicables, que le chercheur rencontre souvent devant lui dans le domaine des faits biologiques, et qui tiennent à des facteurs exceptionnels, de nature inconnue, masquant la généralité des faits essentiels. Quoi qu'il en soit, ces deux espèces ne peuvent être comparées

aux autres sous le rapport de leur pouvoir d'inversion intestinal. Si nous les écartons, il ne nous reste plus qu'un seul type carnivore, *Dytiscus marginalis*, à opposer aux Coléoptères végétariens. Dans ces conditions, je ne veux tirer aucune conclusion de la comparaison de ceux-ci et de celui-là, bien que l'absence d'invertine chez le Dytique et la présence de ce ferment chez les végétariens plaident encore dans le sens d'une adaptation des diastases à l'aliment.

On sait en effet que le saccharose est un aliment d'origine exclusivement végétale (1). Malheureusement, en ce qui concerne les Coléoptères végétariens, nous ne savons pas exactement quelle est la richesse en saccharose des différents végétaux habituellement consommés par les diverses espèces ; de telle sorte que nous ne pouvons songer à établir une comparaison entre ces espèces, pour voir s'il existe une relation étroite entre la teneur en saccharose des végétaux consommés et la production plus ou moins abondante d'invertine.

De l'étude de ce ferment nous ne pouvons pas tirer une confirmation très nette de la loi d'adaptation des diastases au régime ; mais il ne s'en dégage rien non plus qui nous oblige à mettre en doute cette loi.

Si le saccharose est une des formes naturelles sous lesquelles les hydrates de carbone entrent dans l'alimentation animale, ce n'est peut-être pas la principale. En effet, l'apport en substances hydrocarbonées se fait plus encore, en général, sous la forme d'amidon. Voyons si la production de l'amylase chez les Coléoptères est proportionnée à la richesse plus ou moins grande du régime en matières amylacées (tableau p. 242).

Nous devons tout d'abord remarquer qu'au point de vue de la teneur en matières amylacées il n'y a point autant de différence entre le régime des espèces végétariennes et celui des

(1) D'après le dictionnaire de chimie de Wurtz (article : sucre) le saccharose est très répandu dans le règne végétal ; on le trouve dans les tiges d'un grand nombre de graminées (maïs, par exemple), dans certaines racines (*Angelica*, *Beta vulgaris*, *Chærophyllum bulbosum*, *Cichorium*, *Daucus carota*, *Helianthus tuberosus*, *Leontodon taraxacum*, *Pastinaca sativa*, etc.), dans le tronc de plusieurs arbres (Erable, Bouleau), dans la sève du Noyer et du Tilleul, dans les feuilles de beaucoup d'arbres fruitiers (Cerisier, Pêcher, Vigne), dans les fruits, etc., etc.

Espèces	Dates des expériences	Résultats	Moyenne
Silpha littoralis . . .	30 mai 1911 31 mai 1911	22,1 10	16
Carabus auratus . . .	13 juin 1910 15 juillet 1910 19 mai 1911	65,2 70,2 63,9	66,4
Dytiscus marginalis . .	17 juin 1910 12 décembre 1911 19 décembre 1911 9 janvier 1911	12,5 8,5 7,7 11	10
Hydrous piceus. . . .	24 juin 1910 27 juin 1910 1 juillet 1910 7 novembre 1910	59,8 56,7 51,5 56,3	56,1
Geotrupes sylvaticus . .	20 juin 1910 8 juillet 1910 11 juillet 1910 9 juin 1911	47,3 39,8 43,9 38,8	42,4
Melolontha vulgaris . .	30 mai 1910 3 juin 1910 13 mai 1912 14 mai 1912	34,3 36,3 32,1 40,8	35,9
Polyphylla fullo . . .	19 juillet 1910 22 juillet 1910	46 47,4	46,7
Blaps mucronata . . .	26 octobre 1910	41,7	41,7

Carnivores que sous le rapport de la richesse en albuminoïdes ou en graisses. Car si l'amidon se rencontre abondamment dans les végétaux, les tissus animaux dont se nourrissent les Carnivores sont le plus souvent très riches en glycogène, également hydrolisable par l'amylase. On peut cependant considérer comme certain qu'il entre une plus grande proportion de substances amylacées dans l'alimentation des Insectes végétariens que dans celle des Insectes carnivores.

Or, à part une seule exception fournie par *Carabus auratus*, nous trouvons chez tous les végétariens une production d'amylase notablement plus forte que chez les Carnivores. Sans considérer en détail les diverses espèces, parce qu'il est diffi-

cile d'estimer avec précision la proportion d'amidon que comporte le régime habituel de chacune d'elles, nous pouvons dire qu'en général les plus gros consommateurs de substances amylacées sont aussi les plus gros producteurs d'amylase.

Seul *Carabus auratus* paraît ne point rentrer dans ce cas général. Mes expériences ont décelé chez cette espèce une production d'amylase plus considérable que chez aucun autre Coléoptère parmi ceux que j'ai étudiés. Faut-il mettre cette sécrétion exagérée d'amylase en rapport avec la grande quantité de glycogène contenue dans les tissus de Mollusques, de Vers et d'Insectes dont le Carabe, extrêmement vorace, fait sa proie ? L'explication paraît peu admissible, parce que le Dytique, adapté à un régime analogue, ne présente que des quantités minimes de la même diastase. Ayant été amené, par des raisons déjà exposées, à considérer l'invertine qui existe dans l'intestin du Carabe comme d'origine microbienne, je suis porté à regarder l'amylase comme ayant la même source. Une telle hypothèse, qui pouvait seule nous rendre compte de l'extraordinaire pouvoir d'inversion constaté dans l'intestin des Carabes et des Silphes, nous permet également d'expliquer l'exception que nous rencontrons ici à la règle de l'adaptation des diastases au régime. Et si l'on ne veut point accepter cette hypothèse, avant que des recherches aient montré dans l'intestin du Carabe l'existence effective de bactéries productrices d'amylase, la sécrétion d'une grande quantité d'amylase physiologique chez une seule espèce carnivore, ne peut infirmer la règle générale, parce que dans ce cas particulier, des causes non encore précisées peuvent intervenir pour modifier les réactions sécrétoires de l'intestin, se surajouter par conséquent à l'action du régime et masquer le phénomène général.

Je crois donc pouvoir tirer de cette étude de l'amylase chez les Coléoptères une conclusion identique à celle qui résultait de la recherche et du dosage de la diastase protéolytique et de la lipase. Ce sont les Coléoptères végétariens, à régime riche en amidon, qui secrètent le plus d'amylase.

Ici encore il y a corrélation entre la nature de l'aliment et la propriété digestive du suc sécrété.

CHAPITRE V

L'INFLUENCE DU RÉGIME SUR LA PRODUCTION DES DIASTASES OPINIONS DES AUTEURS, RÉSULTATS PERSONNELS.

« Il n'est plus douteux actuellement pour moi, que toute la physiologie de la digestion est dominée par ce principe fondamental, à savoir que le travail de chacun des divers organes dont elle dépend est mis en jeu par des *excitants spécifiques*, et qu'il résulte de là des phénomènes d'adaptation d'une finesse remarquable. »

Telle est la déclaration que Pawlow (1901) a placée en tête de l'édition française de ses Leçons sur « Le travail des glandes digestives ». Elle exprime clairement la pensée qui se dégage de cet ouvrage classique dans lequel l'illustre professeur de Saint-Pétersbourg a rassemblé en un corps de doctrine les résultats de ses travaux personnels et de ceux de son école. On sait que cette doctrine, très séduisante, quoique non sans reproches, popularisée dès son apparition, a pris place dans tous les traités modernes de Physiologie.

Les recherches de l'école de Pawlow procédaient de la méthode qui consiste à « établir avec précision quelle est la quantité de réactif digestif sécrétée pour chacun des aliments en particulier, et, pour ceux-ci en totalité, quelle est la nature des divers réactifs, et à quel moment ils sont déversés dans le canal digestif » (*loc. cit.*, p. 5).

Les expériences ont montré aux chercheurs de l'école russe que le suc des diverses glandes, glandes gastriques, glande pancréatique, n'est pas toujours identique à lui-même, quel

que soit l'aliment ingéré ; il subit, au contraire, suivant la masse et la nature de l'aliment, de notables variations qui portent sur la marche de la sécrétion, la quantité sécrétée, la constitution chimique et le contenu en diastases ; à ce dernier point de vue, lorsqu'une sécrétion contient plusieurs diastases, comme la sécrétion pancréatique, les diastases varient indépendamment l'une de l'autre, suivant la nature de l'aliment à digérer.

« Les glandes de l'estomac et du pancréas, dit Pawlow, se comportent d'une manière, en quelque sorte, intelligente. Le suc qu'elles déversent est, au point de vue de sa quantité et de sa qualité, celui qu'exigent précisément la quantité et la nature des aliments ; le liquide qu'elles sécrètent est juste celui qui est le plus apte à la transformation des aliments ingérés. » (p. 69). Et le physiologiste s'émerveille de constater « avec quelle précision et quelle ponctualité particulière s'exerce le travail digestif » (p 32). Et sa pensée se coule très souvent dans le moule du finalisme : « Si l'on compare, dit-il, le travail des glandes gastriques dans les différents genres d'alimentation, on ne peut méconnaître une certaine adaptation à un but déterminé » (p. 57). Et encore : « Telle ou telle marche de la sécrétion n'est pas le produit indifférent du hasard, mais représente chaque fois une nécessité adaptée à l'élaboration appropriée des aliments, pour le plus grand avantage de l'organisme » (p. 35).

Cependant Pawlow se demande comment est rendu possible le pouvoir d'adaptation des organes glandulaires, « sur quoi repose et en quoi donc consiste cette intelligence des glandes » qu'il a constatée. Pour lui, les variations quantitatives et qualitatives de l'activité sécrétoire sont sous la dépendance du système nerveux. L'aliment ne les détermine point par action directe, mécanique ou chimique, exercée sur les glandes ou la paroi intestinales. Les substances n'agissent que par l'intermédiaire du système nerveux, c'est-à-dire par mode réflexe, à point de départ au niveau de la muqueuse gastrique ou duodénale. Les excitations dues aux diverses substances ont un caractère spécifique auquel correspondent les qualités particulières de la réaction sécrétoire.

Telle est, esquissée à grands traits, mais avec sa physionomie

essentielle, la doctrine classique de l'adaptation des sucs digestifs à l'alimentation, doctrine extrêmement féconde par les discussions qu'elle a soulevées et les travaux qu'elle a suscités. Mais si ces discussions et ces travaux ont enrichi le domaine des faits, on peut dire que le terrain de la théorie n'offre encore que bien peu de cohésion et de solidité.

Tout d'abord les premières observations qui servirent de base à la doctrine de l'adaptation, celles des élèves de Pawlow, Wassiljew, Jablonski, Walther, etc. ont été contestées par plusieurs des physiologistes qui ont répété leurs expériences, surtout en ce qui concerne la sécrétion pancréatique. C'est un propre élève de Pawlow, Popielski, qui a nié le premier, en 1902, toute adaptation du pancréas et rejeté l'existence d'excitants spécifiques déterminant les propriétés enzymatiques du suc sécrété. Pour lui, comme pour Mazurkiewicz (1907), plus une excitation est énergique, provoquant une sécrétion rapide et abondante, moins la sécrétion est riche de ferments, et vice versa ; les variations du suc seraient donc liées uniquement à l'intensité de l'excitation.

D'ailleurs la découverte de l'entérokinase, en 1902, ne permettait plus de se faire une idée simple de l'adaptation de la trypsine pancréatique, et Pawlow aurait lui-même déclaré en 1907 qu'il croyait nécessaire de reprendre l'étude de la question en partant de nouveaux principes. Frouin (1907) trouva alors que dans les diverses alimentations, une égale quantité de trypsine est produite à l'état de trypsinogène, mais que ce trypsinogène est plus ou moins activable, et d'une manière différente, par la kinase.

Dans ces dernières années, à part une observation d'Hirata (1910), d'après laquelle, chez les animaux nourris de pain, le pancréas acquiert un pouvoir amylolytique considérable (de 300 à 500 fois plus élevé que chez un animal nourri de graisse), la théorie de l'adaptation a été combattue par London et Lukin (1910) en ce qui concerne l'estomac et le pancréas, puis par Lombroso, Bompiani et Rinaldini (1912) pour ce dernier organe seul.

Les opinions les plus contradictoires se heurtent donc au sujet de l'adaptation possible des glandes de l'estomac et du

pancréas. En ce qui concerne ces cas particuliers, les résultats obtenus par l'école de Pawlow ne doivent peut-être point subsister devant la critique expérimentale des auteurs qui se sont plus récemment attaqués au problème. Il se pourrait qu'effectivement il n'y ait point d'adaptation journalière à l'alimentation, pas plus que d'adaptation à longue échéance pour les glandes digestives et dans les conditions d'expérience envisagées par les auteurs. Faut-il pour cela rejeter la doctrine de Pawlow? Faut-il seulement la modifier? C'est ce que nous pourrons décider, après avoir achevé de passer en revue les travaux qu'elle a fait naître.

La conception de Pawlow, suivant laquelle la nature du repas détermine dans le suc sécrété des variations des diastases normales, conduisait naturellement à se demander si l'usage prolongé d'une substance alimentaire pouvait déterminer l'apparition d'une diastase spécifique, non produite normalement par l'organisme. On voit qu'ici il s'agit d'un problème un peu différent, mais dont la solution positive ne pourrait qu'apporter une confirmation importante à la doctrine de l'adaptation.

Quelques expériences ont été entreprises dans ce sens ; mais leurs résultats demandent à être critiqués de très près, avant qu'on puisse en tirer une conclusion ferme pour ou contre l'hypothèse adoptée.

C'est ainsi que, l'inulase ne figurant pas parmi les diastases normales du chien et du lapin, Bierry et Portier (1900) recherchèrent si ces animaux, sous l'influence d'un régime de topinambours, devenaient capables de sécréter la diastase spécifique de l'inuline. En même temps que ces auteurs, Richaud (1900) fit la même recherche chez le bœuf, le lapin, le chien et le canard. Les résultats de cette double série d'expériences furent absolument concordants : jamais il ne fut possible de constater la présence d'inulase dans le tube digestif des animaux soumis à un régime inulacé.

Mais, en étudiant l'action sur l'inuline d'un certain nombre d'acides étendus, Richaud (1900) a trouvé « que cet hydrate de carbone était très facilement saccharifié par ces acides, et cela dans des conditions de dilution ou de température aussi voisines

que possible de celles qui se trouvent réalisées dans l'organisme animal » (p. 92 et 93) ; et en se basant sur des analyses effectuées sur le contenu gastrique après un repas exclusivement inulacé, le même auteur est arrivé à cette conclusion « que chez les animaux, le suc gastrique est l'agent physiologique normal de la saccharification de l'inuline » (p. 93). De même, Bierry (1911), ajoutant aux remarques de son prédécesseur ses propres observations, affirme : « La digestion de l'inuline chez les animaux supérieurs se fait exclusivement dans l'estomac ; elle n'est pas due à un ferment soluble, mais à l'acide chlorhydrique du suc gastrique » (p. 199).

Et Richaud, de plus, a trouvé que, à la température de 38°, l'acide chlorhydrique à 0,10 0/0 saccharifie en 24 heures jusqu'à 86,2 0/0 de l'inuline mise en expérience (p. 71 et 72) ; et il a fait remarquer très justement que dans l'estomac où se produit un renouvellement incessant de la sécrétion acide et où les produits de dédoublement sont versés dans l'intestin au fur et à mesure de leur formation, la saccharification de l'inuline doit être beaucoup plus rapide que dans un ballon à l'étuve. Dès lors, pouvons-nous nous étonner que l'ingestion d'inuline n'arrive point à provoquer la sécrétion d'inulase dans l'intestin des animaux qui normalement ne produisent point cette diastase? Evidemment non, puisque l'inuline ne franchit point l'estomac sans y être hydrolisée, puisqu'elle n'arrive point en nature dans l'anse duodénale ou dans l'intestin grêle, là où son excitation spécifique pourrait provoquer une sécrétion pancréatique ou intestinale d'inulase.

Il me semble que pour cette raison, les expériences entreprises chez les animaux supérieurs, avec l'inuline comme aliment, ne peuvent conduire à aucune conclusion valable concernant l'apparition possible d'un ferment nouveau sous l'influence de l'alimentation.

Dans d'autres expériences, c'est le lactose qui a servi à rechercher si les glandes digestives pouvaient s'adapter à l'attaque d'une substance alimentaire non habituellement consommée. Avant d'exposer ces recherches, il ne sera pas inutile de rappeler dans quelles conditions la lactase se rencontre dans les organismes.

Après que Dastre (1889 et 1890) eût prévu l'existence d'un

ferment capable de faire subir au lactose, non directement assimilable, une « transformation digestive », la lactase fut découverte par Pautz et Vogel (1895) dans la macération d'intestins d'enfants à la mamelle, et presque en même temps par Roehmann et Lappe (1895), puis par Fischer et Niebel (1896) dans la muqueuse intestinale de plusieurs Mammifères, surtout des jeunes animaux allaités, veaux, jeunes chiens, etc. En 1898, Portier reprenant la question, arrive aux conclusions suivantes :

L'intestin grêle des jeunes chiens, des veaux nourris au lait contient la lactase en abondance.

L'intestin des chiens adultes, celui du lapin adulte, contiennent cette lactase, mais en plus faible proportion. L'intestin grêle du porc adulte ne renferme pas de lactase. L'intestin des vieux chiens n'agit presque pas ou même pas du tout sur le lactose.

Conformément à ces observations, Orban (1899) constate la présence de la lactase dans les fèces des enfants allaités, et Porcher (1906) dans les excréments du chevreau et du veau nourris à la mamelle.

Pour Plimmer (1906) les herbivores ne produiraient de lactase que pendant leur jeunesse ; mais les carnivores et les omnivores seraient capables d'en fabriquer pendant toute leur vie. Cependant P. Sisto (1907) n'a pu trouver trace de lactase chez des chiens et des chats arrivés à l'âge adulte, et C. Foa (1910) affirme que la muqueuse intestinale des vieux chiens qui n'ont pas ingéré de lactose depuis trois ans est complètement dépourvue de lactase.

Il semble donc bien, suivant l'opinion à peu près unanime des auteurs cités, que la présence de la lactase dans l'intestin des Mammifères corresponde à la période d'alimentation lactée, et que cette diastase décroisse à mesure que l'animal s'éloigne de la période d'allaitement, pour disparaître tout à fait lorsque le régime ne comporte plus du tout de lactose. Faut-il voir là un fait d'adaptation? Peut-on conclure que si l'intestin, dans le jeune âge, est apte à digérer le lactose, c'est parce que une alimentation lactée lui apporte de grandes quantités de ce sucre? Il paraîtrait légitime d'adopter cette conclusion si Bierry (1900) n'avait montré que l'intestin des embryons de Mammi-

fères (fœtus d'ovidés et de bovidés) renferme une lactase très active, fait confirmé également pour l'intestin du fœtus humain par Ibrahim et Kaumheimer (1910). L'apparition de ce ferment soluble bien avant la naissance dans l'intestin de l'embryon ne permet point d'invoquer l'allaitement comme cause de la présence du même ferment chez le jeune Mammifère.

La question qui se pose alors est la suivante : puisque les conditions naturelles ne nous montrent point le phénomène que nous avions cru voir, peut-on expérimentalement provoquer l'apparition de la lactase chez des animaux qui ont depuis longtemps cessé de sécréter cette diastase, comme les vieux Mammifères, ou qui normalement n'en ont jamais produit : ce dernier cas est celui des Oiseaux.

Portier et Bierry (1901) nourrissent alors deux jeunes canards avec un mélange de son et de lactose. Au bout de 15 jours de ce régime, un premier canard ne présente pas encore le ferment cherché ; mais au bout de 25 jours de régime, le second canard montre un intestin grêle très riche en lactase.

A son tour A. Plimmer (1906) soumet un certain nombre d'oiseaux à un régime de lactose, mais il n'obtient que des résultats négatifs, qui peuvent s'expliquer par la faible durée du régime imposé aux animaux.

Le travail de P. Sisto (1907) montre bien que l'apparition provoquée de la lactase exige une longue durée de l'alimentation lactosée. Cet auteur expérimente sur des lapins et des poulets. Au bout de 22 jours chez les poussins, les macérations intestinales ne montrent pas encore de lactase, mais après 63 jours le ferment apparaît et il devient très abondant au bout de 98 jours. Il disparaît au contraire, si l'animal est tenu ensuite, pendant 15 jours, au régime normal.

Bierry (1911) dit alors avoir renouvelé l'expérience : « Nous fîmes élever à la campagne d'une façon particulière six jeunes canards provenant d'une même couvée. Dès la naissance, ces oiseaux absorbèrent du lait mélangé à leur nourriture. A Paris, pendant 8 jours, ils reçurent comme nourriture un mélange de son, de lactose et de lait. Ils furent sacrifiés, leur intestin ne renfermait pas de lactase (p. 277) ». La durée exacte du régime subi par les animaux n'est pas précisée davantage.

Enfin l'expérience de C. Foa (1910) est des plus intéressantes par les conditions où elle a été réalisée et la précision qu'elle apporte à la solution du problème. Après avoir constaté l'absence de lactase chez de vieux chiens privés depuis longtemps de lactose, Foa isole chez ces animaux une anse de Vella et les soumet pendant 75 jours à une alimentation lactosée. Au bout de ce temps il constate que la lactase est réapparue dans la muqueuse de l'intestin, mais continue à faire défaut dans celle de l'anse de Vella. Ici donc on ne peut invoquer ni influence humorale, ni action réflexe pour expliquer l'apparition de la lactase ; il faut admettre de toute nécessité que la production de la lactase est conditionnée directement par le contact entre le lactose et la muqueuse intestinale.

En présence de tous ces faits, Bierry (1911) qui, dans son gros travail sur les diastases des hydrates de carbone, est assez nettement opposé à l'adaptation physiologique des glandes digestives, convient qu'à la rigueur on peut comprendre l'action du lactose sur l'intestin. « Il paraît admissible, dit-il (p. 277), que ce composé puisse inciter d'une façon toute particulière, en ce qui concerne la production d'un ferment spécifique, les cellules intestinales d'animaux qui normalement, comme les oiseaux, ne sécrètent pas de lactase ». Et un peu plus loin il ajoute : « A la suite de ces expériences, on ne doit pas conclure à une inactivité fonctionnelle absolue de la cellule à sécréter une diastase nouvelle. Il n'est pas prouvé que même chez les animaux élevés dans l'échelle zoologique, la fonction physiologique qui a trait à la formation des ferments digestifs, soit immuable. Rien ne s'oppose à ce que cette fonction physiologique ne s'adapte aux conditions nouvelles apportées par l'alimentation, et il semble qu'en fait il en soit ainsi, puisque certaines diastases, abondamment sécrétées chez l'animal jeune, disparaissent chez l'adulte » (p. 278).

C'est là une conclusion qui, sous la plume de Bierry, constitue, pour les partisans de la théorie que cet auteur combat, une concession qui peut les satisfaire pleinement.

Les tentatives faites par les chercheurs pour obtenir une adaptation de l'intestin au lactose nous ont révélé qu'une telle adaptation se constatait seulement si on avait prolongé très

longtemps la modification appropriée du régime alimentaire des animaux. Par conséquent la réaction de l'intestin n'est pas immédiate ; elle ne survient que pour une excitation spécifique durable ; elle disparaît lorsque l'excitation cesse par interruption du régime (d'après l'expérience de Sisto, 1907).

Qu'arrivera-t-il si l'influence exercée par l'aliment se prolonge pendant toute la vie chez un animal, ou même pendant plusieurs générations dans une race ou une espèce ? Cet animal ou cette espèce acquerront ils des propriétés définitives de leurs sucs digestifs, correspondant à leur alimentation spéciale ? Se différencieront-ils à ce point de vue des autres individus ou espèces, habitués à un régime alimentaire différent ?

Pawlow avait très bien posé le problème à propos de la plus importante des glandes digestives chez les animaux supérieurs, le pancréas. « Puisque l'alimentation, dit-il, agit si puissamment, pour déterminer des variations chimiques caractéristiques de la glande, il se peut que, sous l'influence des conditions naturelles de la vie journalière ou du fait de régimes longtemps continués (durant toute la vie, comme cela se passe pour certaines races de chiens), se produisent des types donnés et stables de glandes pancréatiques » (1901, p. 66).

Cependant les physiologistes qui se sont intéressés à l'influence de l'alimentation sur les sécrétions diastasiques n'ont songé à contribuer à la question que d'une façon proprement expérimentale. Je ne connais point de travail qui ait eu pour but de comparer au point de vue de leurs propriétés chimiques, les sucs digestifs d'espèces animales naturellement habituées à des régimes différents. L'observation de *types donnés et stables* de sécrétions digestives, correspondant à des alimentations naturelles déterminées, ne peut cependant qu'apporter d'utiles renseignements pour le débat. Mais alors il ne s'agit plus ici de la recherche purement qualitative d'une diastase apparue ou non dans des conditions expérimentales ; il s'agit d'une étude essentiellement quantitative, procédant par dosages rigoureux pour permettre de comparer les teneurs en ferment qui correspondent à l'usage habituel plus ou moins grand des diverses substances alimentaires. C'est à une telle étude, comme on l'a vu, que je me suis livré sur les Coléoptères.

Les résultats que j'ai obtenus me paraissent suffisamment

nets pour entraîner la conviction dans le sens d'une adaptation des sécrétions diastasiques à l'alimentation. Nous avons vu en particulier, qu'en ce qui concerne la diastase protéolytique, il y avait une étroite corrélation entre l'abondance de cette diastase et la teneur du régime habituel en principes albuminoïdes. Même correspondance, et aussi rigoureuse, entre la sécrétion de la lipase et l'abondance des corps gras dans l'alimentation. Adaptation encore des sucs digestifs à un régime plus ou moins amylacé, par une teneur appropriée en amylase.

Pour les substances comme les monoglycérides, saponifiables par la monobutyrinase, et dont on ne sait pas s'ils entrent, ni pour combien ils entrent dans l'alimentation des Insectes, on ne peut naturellement point parler d'adaptation.

Nous pouvons dire qu'il y a toujours adaptation quantitative des sécrétions diastasiques à l'égard des substances alimentaires entrant de façon normale et habituelle dans le régime des Coléoptères. Comment faut-il entendre cette adaptation physiologique ? L'interprèterons-nous dans le sens finaliste où la considérait Pawlow ? Regarderons-nous la sécrétion des diastases comme un « mécanisme plein d'art » témoignant « d'une finesse exquise et d'une adaptation intime des phénomènes à leur but » (page 211) ?

Donner aux faits ce sens finaliste, serait oublier les inharmonies de ce mécanisme, bien mises en évidence par les recherches modernes. Ce serait perdre de vue, par exemple, que l'intestin du fœtus produit des diastases bien avant que celles-ci puissent avoir une utilité digestive, que la lactase au lieu d'être localisée chez les Mammifères est produite en grande quantité par des Invertébrés, Crustacés et Mollusques, qui ne consomment jamais de lactose, qu'il existe en outre chez ces mêmes Invertébrés une grande quantité de diastases ne jouant aucun rôle physiologique, parce que les hydrates de carbone qu'elles sont capables d'hydroliser n'entrent jamais dans l'alimentation normale de ces animaux.

On ne peut donc soutenir la théorie d'une exacte appropriation fonctionnelle des sécrétions diastasiques, d'une harmonie préétablie entre les propriétés des glandes digestives et la nature des aliments qu'elles doivent transformer. Et on ne sau-

rait accepter davantage, à cause des faits précédemment cités, la thèse plus logique, mais trop simpliste, d'après laquelle l'animal produirait les diastases exactement nécessaires à l'élaboration de ses aliments, parce que ces aliments eux-mêmes seraient les agents spécifiques déterminant, comme réaction physiologique, la sécrétion des diastases capables d'agir sur eux.

La présence de diastases chez le fœtus bien avant la naissance, la sécrétion simultanée de nombreuses diastases très actives et très variées chez les Invertébrés, la production d'enzymes par d'autres tissus du corps que la muqueuse digestive nous conduisent bien plutôt à regarder ces agents chimiques des organismes comme des excreta du métabolisme vital, produits par presque toutes les cellules, et normalement éliminés. Si nous ne savons point reconnaître ces corps autrement que par leurs propriétés catalytiques, nous ne devons point supposer que ces propriétés s'exercent nécessairement, mais nous rappeler au contraire que les diastases ne trouvent à remplir leurs fonctions chimiques que dans certains cas particuliers, notamment lorsque le milieu extérieur soumet à leur action fermentative les substances qu'elles sont capables de transformer. C'est ce qui est réalisé pour les diastases sécrétées par les microbes qui se développent sur un milieu nutritif approprié, ou pour les diastases produites par l'appareil digestif des êtres supérieurs. Ici l'organisme bénéficie du pouvoir chimique de ses diastases ; il utilise leurs propriétés qui seulement alors deviennent fonction physiologique et constituent la fonction digestive. On voit que cette dernière, comme toutes les fonctions vitales, suppose « l'action réciproque » de l'être vivant et du milieu.

Mais aussi, pas plus que les autres fonctions vitales, elle n'est immuable ; elle est capable de s'adapter aux conditions du milieu, par suite de l'action de ce milieu lui-même sur l'organisme. Il est facile de se rendre compte du mécanisme de cette adaptation physiologique :

L'usage prédominant d'un aliment déterminé amène l'*utilisation*, dans une mesure plus ou moins importante, de la diastase spécifique correspondante, par suite une élimination, une destruction en quantité plus ou moins grande, de cette dias-

tase (1). On peut déjà supposer que par cela seul, la cellule digestive, produisant le ferment, est amenée à en sécréter davantage, de même que dans la décomposition du bioxyde de baryum, l'élimination de l'oxygène mis en liberté entraîne une plus grande production de ce gaz aux dépens du bioxyde. Et ma comparaison n'est pas seulement une image ; elle exprime le phénomène purement chimique, grâce auquel on peut comprendre que l'utilisation d'une diastase détermine de la part de la cellule vivante une élaboration plus active de cette diastase. Si l'usage de l'aliment est habituel et prolongé, cette élaboration plus active devient un caractère habituel et normal : par là se trouve réalisé un type stable de suc digestif adapté à l'alimentation.

Tel est donc le point de vue auquel nous sommes maintenant arrivés : si les diastases peuvent être sécrétées par les organismes indépendamment de toute influence alimentaire (celles du fœtus, certaines diastases des Invertébrés), à partir du moment où elles exercent un rôle digestif vis-à-vis de l'aliment, leur production devient subordonnée à l'influence de ce dernier. La présence des substances hydrolisables arrivant au contact de la muqueuse digestive excite la sécrétion des diastases spécifiques, cette excitation pouvant s'entendre dans un sens purement physico-chimique, et sans qu'il soit nécessaire d'attribuer à la cellule digestive, comme le faisait Pawlow, une « intelligence » spéciale, un sens de l'opportunité.

De telles réactions de l'organisme vivant ne sont pas rares, et Bohn (1912) a pu écrire à ce propos la remarque suivante, qui rend très bien compte des phénomènes d'adaptation diastasique : « Si la cellule, dit-il, si l'organisme est amené *souvent* à l'état de suractivité fonctionnelle par l'une des forces du milieu

(1) On sait qu'il existe deux sortes de catalyseurs : les uns se retrouvent intacts à la fin de la réaction qu'ils provoquent, et par conséquent la quantité de substance qu'ils peuvent transformer est théoriquement illimitée. Les autres subissent des modifications au cours de la catalyse : ils se détruisent en agissant, tout au moins ils perdent leur activité catalytique. C'est parmi ces derniers que se rangent les diastases. Aussi la quantité de substance qui peut être transformée par une diastase croît avec la quantité de ferment ; et c'est sur ce principe même que sont fondées les méthodes de dosage des diastases.

extérieur; c'est-à-dire à perdre certaines substances actives, la cellule, l'organisme, *au bout d'un temps plus ou moins long*, réagira contre cette perte de substances en fabriquant ces substances avec plus d'activité. Des faits analogues sont devenus banaux dans le domaine des études des Instituts Pasteur. Quel que soit le procédé que l'on emploie pour soustraire de temps à autre une substance chimique à un organisme, celui-ci en général arrive à fabriquer cette substance en plus grande abondance » (page 235).

L'adaptation quantitative des diastases au régime alimentaire est tout à fait analogue aux réactions des organismes vis-à-vis des toxines, aux phénomènes d'immunisation auxquels Bohn fait ici allusion. Comme ces derniers, l'adaptation des diastases digestives n'est qu'un cas particulier de la loi générale de production des anticorps sous l'influence des antigènes.

Le rapprochement est d'autant plus légitime que, entre toxines, antitoxines et diastases, il existe une parenté étroite sur laquelle Duclaux a beaucoup insisté. Et des faits viennent encore confirmer l'analogie que j'établis ici : suivant des observations d'Abderhalden et de ses élèves, si l'on injecte à un animal du saccharose ou du lactose, on peut constater, une heure seulement après l'injection intra-veineuse, ou dix ou quinze heures après une injection sous-cutanée, l'apparition d'une enzyme hydrolisant ces sucres, dans le sérum du sujet en expérience. Il y a identité parfaite de cette réaction avec celle que détermine l'injection d'une toxine. Evidemment dans l'un et l'autre cas, le processus physiologique est le même.

Le même il est encore dans la réaction de l'intestin vis-à-vis de l'aliment, et pas plus ici que dans le sérum sanguin, nous ne pouvons nous étonner de voir apparaître une diastase nouvelle sous l'influence d'une substance appropriée, par exemple la lactase obtenue par Portier et Bierry (1901), P. Sisto (1907), C. Foa (1910), après administration d'une alimentation lactosée. Ici l'excitation spécifique réveille la production de l'enzyme, ralentie ou éteinte par défaut d'usage, peut-être même la fait naître en fournissant à la cellule la condition essentielle qui lui manquait jusqu'ici pour manifester cette aptitude chimique.

Nous pouvons donc dire avec Pawlow qu'il y a bien réellement une corrélation étroite entre les sécrétions diastasiques et

l'alimentation ; mais nous avons singulièrement modifié la conception du physiologiste russe ; à la notion d'adaptation trop vague et toute empreinte de finalisme, nous avons substitué celle d'un déterminisme physico-chimique, à point de départ dans l'action d'agents extérieurs, les constituants du régime alimentaire. En constatant que la nature de l'aliment fait varier en quantité dans le sens le plus favorable à la digestion, ou même fait apparaître, la diastase qui lui est précisément appropriée, nous avons trouvé, non point une raison de nous rallier au finalisme de Pawlow, mais un exemple de plus de cette correspondance entre les actions du monde et les qualités du vivant que Houssay (1912) a si magistralement mise en lumière dans le domaine des actions mécaniques et des phénomènes de mouvement.

A vrai dire, ce n'est là rien moins qu'une extension aux phénomènes du monde vivant de la *loi du déplacement de l'équilibre*, dont les physiciens ont reconnu la généralité dans le domaine des faits inorganiques naturels. Cette loi permet de prévoir les changements que subit un système en équilibre, si l'un des facteurs qui interviennent dans cet équilibre vient à varier. Elle a été énoncée par Le Chatelier sous la forme suivante : Tout système en équilibre éprouve, du fait de la variation d'un seul des facteurs qui maintiennent cet équilibre, une transformation dans un sens tel que, si elle se produisait seule, elle amènerait une variation de signe contraire du facteur considéré.

Considérons, disent les physiciens, un liquide en équilibre avec sa vapeur dans une enceinte fermée ; cet équilibre dépend de deux facteurs, la température et la pression. *Elevons* la température : l'équilibre est déplacé dans le sens de la production du phénomène qui tend à *abaisser* la température, c'est-à-dire dans le sens d'une plus grande formation de vapeur, la pression *prenant d'elle-même la valeur* pour laquelle est réalisé le nouvel équilibre.

De même la quantité d'aliment, habituellement transformée dans le tube digestif d'un animal, dépend de deux conditions : la quantité de substance alimentaire habituellement ingérée, et la quantité de diastase digestive normalement produite

par l'animal. Augmentons la ration de la substance alimentaire : une plus grande quantité de celle-ci va subir la transformation digestive, la sécrétion de la diastase active *s'élevant d'elle-même* à la valeur congruente.

Toute fonction physiologique s'exerçant normalement dans des conditions extérieures toujours identiques est un phénomène qui se répète en restant semblable à lui-même, et représente bien, par conséquent, un état d'équilibre entre ces conditions extérieures et les propriétés du vivant : à un tel équilibre, les biologistes donnent le nom d'*adaptation physiologique*. Celle-ci a pour reflet le plus souvent, un caractère spécial de la forme, une *adaptation morphologique*.

Si les agents extérieurs viennent à modifier leur influence, l'équilibre se déplace dans un sens prévu par le principe de Le Chatelier : il y a réalisation d'un nouvel état d'équilibre, les aptitudes fonctionnelles de l'être vivant se modifiant elles-mêmes dans le sens nécessaire. *L'évolution des fonctions physiologiques, entraînant à sa suite celle des formes animales, n'est qu'un cas particulier de la loi du déplacement de l'équilibre*, qui régit les phénomènes physiques (1).

Giard fait remarquer quelque part que, dans les sciences naturelles les plus évoluées, la notion de causalité se confond avec celle de finalité. En fait nous ne voyons point le physicien se demander si la loi du déplacement de l'équilibre dans les phénomènes naturels est l'expression d'une nécessité mécanique ou

(1) Je dois indiquer que dans son *Introduction à la Pathologie générale* (1905) et dans d'autres ouvrages plus récents (cf. *La Stabilité de la vie*, 1910), Le Dantec a déjà comparé les phénomènes de l'immunité aux phénomènes physico-chimiques visés par la loi de Le Chatelier. J'ajouterai que c'est de façon tout à fait personnelle, à la suite de mes observations sur l'adaptation des diastases, que je suis arrivé au même rapprochement.

Tout récemment dans un intéressant article, W. D. Bancroft (1912) a insisté sur le caractère *universel* de la loi du déplacement de l'équilibre, pour laquelle il propose l'énoncé suivant, tout à fait général : « Les changements qui affectent un système sont tels qu'ils tendent à rendre minimum la perturbation d'origine extérieure ». Cet auteur est d'avis que « le champ le plus intéressant pour l'étude de cette loi se trouve dans le domaine des sciences naturelles ».

On découvrira sans peine que le déplacement de l'équilibre est la traduction, dans le langage des physiciens, de « l'assimilation fonctionnelle » de Le Dantec, de l' « autorégulation » de W. Roux et de la loi de Lamarck sur l'usage et le défaut d'usage des organes.

d'une tendance vers un but prédéterminé. Nous voyons poindre l'époque ou le biologiste ne se posera plus la question de savoir si l'ajustement précis de l'organisme à ses conditions d'existence doit être envisagé comme une fin ou comme un résultat.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il existe deux manières de contribuer à la recherche et à la connaissance scientifiques : ou bien on peut se contenter de recueillir des faits, de les étudier avec un grand luxe de détails et de les léguer tels quels aux généralisateurs pour les synthèses futures ; ou bien on peut tenter soi-même de dégager un intérêt théorique des résultats de ses observations et de les relier par une interprétation générale.

On pardonnera à ce mémoire de ne s'être pas borné à un pur exposé de faits morphologiques et physiologiques. On a pu voir que les faits n'y intervenaient au contraire que comme sources d'idées générales, et qu'on y faisait une abondante utilisation des données recueillies de tous les côtés par les chercheurs, l'édification des théories scientifiques nécessitant la collaboration de tous.

Il m'a paru impossible de séparer dans l'exposé de mes recherches ce qui ne l'avait point été dans la réalité d'un long travail, à savoir : les hypothèses qui me conduisaient à telles observations et à telles expériences, les résultats bruts de celles-ci et de celles-là, les idées théoriques en faveur desquelles parlaient ces résultats, joints aux faits découverts par mes prédécesseurs. Mais il convient maintenant de dresser le bilan de mes recherches et, pour y jeter plus de clarté, d'en rappeler séparément les résultats dans l'ordre des faits et les résultats dans l'ordre des idées.

Si l'on fait abstraction des idées directrices et de l'intérêt théorique qui ont guidé mon travail, trois sujets bien distincts ont successivement retenu mon attention : 1° la physiologie générale de la sécrétion chitineuse ; 2° la morphologie et l'ana-

tomie microscopique du tube digestif ; 3° l'étude chimique et physiologique de quelques diastases de l'intestin moyen.

Sur le premier point, j'ai tâché d'établir les conditions qui règlent et déterminent la production de la chitine chez les Coléoptères. J'ai montré que la quantité relative de chitine dépendait de conditions intrinsèques, en particulier la maturité imaginale, le sexe et la taille ; puis qu'elle était fonction des facteurs extrinsèques, comme le climat et surtout le régime alimentaire. Le sens et l'action de ces divers facteurs ont été précisés à l'aide de nombreuses mesures, effectuées tant sur les espèces que sur les sexes et les individus. Désireux d'aborder le problème par toutes ses faces, j'ai recherché quel était le rôle de la production de chitine dans la croissance larvaire et la métamorphose ; j'ai été conduit par là à étudier de très près la croissance des Insectes métaboliques et le phénomène des mues, et j'ai découvert chez le Dytique l'augmentation de poids du corps pendant la métamorphose. J'ai donné ainsi une étude entièrement originale, aussi complète que possible, des faits relatifs à la production de cette substance squelettique, la chitine, qui tient une si grande place dans l'organisation des Coléoptères. Les mesures relevées au cours de mes élevages de Dytiques constituent les premières données précises que l'on possède sur la croissance et les mues larvaires des Insectes à métamorphoses complètes ; elles modifient assez profondément, je crois, l'idée trop schématique que l'on se faisait de cette croissance.

En ce qui concerne la morphologie du tube digestif, il n'existait dans la littérature que quelques descriptions de détail ; j'ai repris, à l'aide de types suffisamment nombreux choisis dans les grandes familles de Coléoptères, l'étude générale et comparée des organes intestinaux. J'ai montré d'abord qu'il n'y avait pas lieu de rechercher pour le tube digestif tout entier, la relation généralement établie par les biologistes entre la nature du régime alimentaire et la longueur de l'intestin, mais que cette relation se vérifie si l'on considère seulement les dimensions de l'intestin moyen : ce dernier présente une longueur considérable chez les types à alimentation végétarienne ou coprophage abondante.

L'intestin antérieur a été étudié dans les deux séries paral-

lèles des herbivores et des carnivores, au sommet desquelles se trouvent des formes bien différenciées, avec gésier très développé. J'ai décrit et figuré ces formes diverses, en montrant à quels éléments d'importance variable (appareil chitineux, muscles longitudinaux, etc.) étaient dues leurs différences de constitution. Nos connaissances sur l'intestin antérieur s'en trouvent d'autant accrues, bornées qu'elles étaient jusqu'ici à l'intestin antérieur de rares types, comme les Dytiscides ou les Mélolonthiens.

Dans l'intestin moyen, j'ai insisté sur les caractères particuliers que présentent chez le Carabe et chez le Hanneton les phénomènes de sécrétion ; j'ai pu mettre en évidence chez ce dernier la prédominance de la sécrétion mérocrine, sous forme de vésicules à contenu basophile, tandis que chez le Carabe il y a, à la fois, une émission lente de sécrétion acidophile dans les diverticules et une active sécrétion holocrine dans le tube intestinal même. Les cryptes de régénération ont aussi des caractères différents, d'ailleurs déjà connus, sinon mis en parallèle.

A part chez les Dytiscides et chez les Silphes, l'intestin postérieur n'avait point été étudié chez les Coléoptères. J'ai fait connaître sa constitution générale, et les variations de cette constitution dans l'intestin grêle. J'ai signalé l'existence chez les Carabides de véritables « glandes rectales », analogues à celles décrites chez d'autres Insectes, et qui n'avaient pas encore été vues sous leur forme typique chez les Coléoptères. J'ai décrit enfin le curieux rectum à ceinture malpighienne des Coléoptères hétéromères et tétramères. Il n'est point jusqu'au rectum terminal qui ne m'ait fourni enfin d'intéressantes particularités histologiques.

Consacrée à l'étude des propriétés digestives de l'intestin moyen, la troisième partie de ce travail renferme les résultats de mes recherches sur quelques diastases que j'ai décelées et dosées pour la première fois chez les Coléoptères : une diastase protéolytique, une lipase, une monobutyrinase, une amylase et une invertine. J'ai montré que pour la diastase protéolytique, la lipase et l'amylase, il paraissait y avoir un rapport entre leur production plus ou moins abondante chez l'Insecte et la nature de son alimentation normale. On ne peut songer

naturellement à établir la même relation pour les deux autres diastases dont le pouvoir de transformation s'exerce sur des principes alimentaires qui n'entrent point habituellement dans le régime des Insectes. Cette partie de mon travail constitue une contribution entièrement neuve à la Physiologie comparée de la digestion.

Comme on le voit, trois ordres de recherches se sont partagé mon attention, et, à ne considérer que leur objet propre, il semble n'exister entre elles aucun lien plus étroit que d'avoir été effectuées sur le même ordre d'Insectes. Ce qui les enchaîne véritablement, ce qui les relie entre elles, c'est une commune inspiration lamarckienne, c'est surtout la thèse générale qui se développe à travers les trois parties du mémoire et qu'il ne sera pas inutile d'esquisser ici toute nue.

Empruntant à Cope, l'illustre représentant du néo-lamarkisme, sa distinction des phénomènes catagénétiques et des phénomènes anagénétiques, je faisais remarquer, au début de ce travail, que les uns et les autres contribuent au déterminisme des caractères de forme chez les animaux ; j'ajoutais qu'il était tout indiqué de rechercher d'abord la part à attribuer dans ce déterminisme aux phénomènes catagénétiques, producteurs de substances de déchet, et dont les conditions, dans bien des cas, se prêtent assez facilement à l'analyse. C'est pourquoi je me suis appliqué d'abord à scruter les causes auxquelles est liée la production de la chitine, substance de déchet chez les Insectes ; j'ai montré qu'elle est influencée par tous les facteurs externes capables de modifier le métabolisme nutritif. Au rôle de ces facteurs se trouvent donc soumis du même coup tous les caractères de forme introduits chez l'Insecte par la présence de la chitine.

Or l'étude du tube digestif permet de constater de tels caractères. La chitine entre dans la constitution même des intestins antérieur et postérieur, prend ainsi directement part à l'organisation morphologique. J'ai fait voir qu'en outre l'encroûtement chitineux entraînait pour tel organe d'importantes particularités, telles que le mode de plissement de la paroi épithélio-chitineuse, la disposition des muscles longitudinaux, l'importance de la ceinture musculaire annulaire. Toutes les dispositions qui en résultent peuvent être conçues

comme liées dans une certaine mesure à la présence de l'intima élastique qui revêt l'épithélium.

Ainsi, en tant que liés au dépôt de substances de déchet, en tant que dépendant de phénomènes catagénétiques, les caractères morphologiques sont soumis au déterminisme qui règle ces phénomènes. En ce sens, la forme peut être conçue, si l'on veut, comme le contre-coup, indifféremment favorable ou désavantageux, des conditions du monde extérieur.

Mais l'étude du tube digestif des Coléoptères ne nous a pas présenté uniquement des caractères liés à la présence de la chitine. Nous avons rencontré d'autres particularités de la forme qui manifestaient ce que Spencer aurait nommé « une accommodation continue » de la vie avec les nécessités créées par le milieu. Nous avons vu par exemple l'intestin moyen se développer en longueur, en raison même de l'importance du travail digestif à fournir. Nous avons vu telles régions de l'intestin antérieur ou postérieur présenter justement un développement musculaire en rapport avec la résistance opposée par une épaisse intima élastique ou par un contenu intestinal abondant et consistant. Il ne s'agissait plus ici de phénomènes catagénétiques ; et en rangeant tous ces faits sous le vocable de « l'assimilation fonctionnelle », on saisira tout de suite que c'est plutôt de phénomènes anagénétiques qu'il s'agit. Si les phénomènes catagénétiques traduisent passivement, en quelque sorte, les influences du monde extérieur, les phénomènes anagénétiques nous frappent davantage peut-être en ce qu'ils sont des « réponses appropriées » aux agents externes. Et ici nous voyons se poser devant nous le problème de l'adaptation et de son mécanisme.

Pour peu que le biologiste cherche la formule des faits qu'il recueille, il ne peut échapper à la question de l'adaptation. Et lorsqu'elle se pose devant lui, il ne dépend plus de lui de la négliger. Il est embarqué. Il faut qu'il se fasse sur l'adaptation une opinion d'où dépendra sa façon de rechercher d'autres faits nouveaux, de les classer, de les traiter.

C'est cette opinion personnelle que j'ai cherchée dans l'étude des propriétés diastasiques de l'intestin moyen. Car l'adaptation morphologique n'est, à mon sens, qu'une apparence, un reflet dans l'adaptation, phénomène essentiellement d'ordre

physiologique. Les dosages minutieux auxquels je me suis livré sur les sucs intestinaux des Coléoptères, m'ont conduit à regarder ces sucs comme normalement adaptés à l'alimentation de l'Insecte. Plus encore que les phénomènes d'adaptation des formes animales, les adaptations fonctionnelles se prêtent aux interprétations finalistes. En regardant l'adaptation comme un cas particulier d'équilibration d'un système naturel, en la faisant rentrer dans la loi générale du déplacement de l'équilibre formulée par les physiciens, je n'ai pas sans doute émis une théorie absolument neuve et originale ; au moins ai-je placé la question hors des tentatives du finalisme, en la portant sur le terrain des phénomènes physico-chimiques ; au moins ai-je indiqué avec une netteté et une conviction nouvelles la nécessité d'élever la biologie au niveau déjà atteint par les autres sciences de la nature.

Et si l'on m'objecte que mes généralisations sont prématurées et que le penchant à généraliser nous entraîne presque inévitablement dans l'erreur, je répondrai avec Spencer que « les erreurs sont les étapes de la route qui mène au vrai ».

APPENDICE

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Cicindelidae

1 Cicindela campestris L.
2 — sylvatica L.

Carabidae

3 Elaphrus cupreus Duft.
4 Leistus spinibarbis F.
5 Carabus (Procrustes) coriaceus L.
6 Carabus auratus L.
7 — catenulatus Scop.
8 — monilis F., var. consitus Panz.
9 — violaceus L. var. purpurascens Fabr.
10 — intricatus L.
11 Feronia (Steropus) madida Fabr.
12 Harpalus atratus L.

Dytiscidae

13 Dytiscus dimidiatus Bergstr.
14 — marginalis L.
15 — punctulatus F.
16 Cybister lateralimarginalis Dej.
17 Colymbetes fuscus L.
18 Acilius sulcatus L.

Hydrophilidae

19 Hydrous piceus L.
20 Hydrophilus caraboïdes L.
21 Sphæridium scarabæoides Fabr.

Staphylinidae

22 Ocypus olens Mull.

Byrrhidae

23 Byrrhus pilula L.

Silphidae

24 Silpha (Necrodes) littoralis L.
25 — (Phosphuga) atrata L.
26 — obscura L

Scarabæidae

27 Onthophagus fracticornis Preyssl.
28 Aphodius fimetarius L.
29 — (Teuchestes) fossor L.
30 Geotrupes mutator Marsh.
31 — stercorarius L.
32 — hypocrita Illig.
33 — sylvaticus Panz.
34 — (Trypocopris) vernalis L.
35 Oryctes nasicornis L.
36 Melolontha vulgaris L.
37 Polyphylla fullo L.
38 Phyllopertha horticola L.
39 Serica brunnea L.
40 Cetonia aurata L.
41 Oxythyrea funesta Poda.
42 Trichius fasciatus L.

Lucanidae

43 Lucanus cervus L.
44 Dorcus parallelipipedus L.

Elateridae

45 Lacon murinus L.
46 Melanotus punctolineatus Pel.
47 Elater sanguinolentus Shrank.

Telephoridae

48 Telephorus rusticus Fall.

Tenebrionidae

49 Asida grisea L.
50 Blaps mucronata Latr.
51 Opatrum sabulosum L.

Meloïdae

52 Meloe violaceus Marsh.

Curculionidae

53 Otiorynchus ligustici L.
54 Otiorynchus atroapterus de Geer.
55 — tenebricosus Herbst.
56 Hylobius abietis L.
57 Molytes coronatus Latr.

Cerambycidae

58 Cerambyx scopolii Füssl.
59 Dorcadion fuliginator L.

Chrysomelidae

60 Donacia clavipes F.
61 Timarcha tenebricosa Fabr.
62 — coriaria Laich.
63 Chrysomela fastuosa Scop.
64 Melasoma (Lina) populi L.
65 — — tremulæ Fabr.

Coccinellidae

66 Coccinella septempunctata L.

DONNÉES NUMÉRIQUES

TABLEAU I

Mesures sur la chitine : coefficients spécifiques

Espèces	Nombre d'individus mesurés	Poids moyen d'un individu	Poids de chitine moyen	Coefficient spécifique
Cicindela campestris.	38	10,2	0,81	79,1
— *sylvatica*	20	14,7	1,05	71,5
Elaphrus cupreus.	50	3,52	0,29	82,4
Leistus spinibarbis	9	1,70	0,111	65,3
Procrustes coriaceus.	14	165,1	13,65	82,7
Carabus auratus	38	52,0	3,44	66,5
— *catenulatus*	40	52,6	4,0	76,1
— *consitus*	5	57,2	2,98	69,7
— *purpurascens*	24	77,5	5,31	68,6
— *intricatus*	40	65,6	5,55	84,9
Harpalus atratus.	15	7,03	0,73	103,7
Dytiscus dimidiatus	60	248,3	13,67	55,2
— *marginalis*	40	196,1	11,59	59,1
— *punctulatus.*	60	133,1	8,85	66,5
Cybister lateralimarginalis	9	221,1	17,65	79,8
Colymbetes fuscus	14	30,3	1,88	62,3
Acilius sulcatus	26	33,6	2,99	89,5
Hydrous piceus	27	373,3	23,68	63,4
Hydrophilus caraboides.	4	33,6	3,55	105,6
Ocypus olens	14	26,7	2,00	74,9
Byrrhus pilula	7	17,0	1,43	84,1
Silpha littoralis	15	37,2	2,56	68,8
— *atrata*	30	11,1	1,05	94,5
— *obscura*	18	19,3	1,60	82,9
Aphodius fossor	15	13,5	1,55	114,8
Geotrupes mutator	40	69,8	5,19	74,4
— *stercorarius*	33	92,0	6,20	67,1
— *sylvaticus*	40	38,2	3,56	93,2
Oryctes nasicornis	20	336	33,8	100,5
Melolontha vulgaris	40	94,8	5,75	61,9
Phyllopertha horticola	100	4,71	0,29	61,5
Serica brunnea	15	3,27	0,31	94,8
Cetonia aurata	19	47,8	5,66	118,4
Oxythyrea funesta	7	12,4	1,48	119,3
Trichius fasciatus	17	10,58	1,55	146,5
Lucanus cervus	27	214,9	24,55	110,9
Dorcus parallelipipedus.	12	45,4	5,29	116,9
Lacon murinus	15	6,78	0,63	92,9
Elater sanguinolentus	10	4,04	0,41	101,5
Telephorus rusticus	50	6,50	0,49	75,4
Blaps mucronata	20	48,2	4,42	91,7
Opatrum sabulosum	35	4,37	0,47	107,5

Espèces	Nombre d'individus mesurés	Poids moyen d'un individu	Poids de chitine moyen	Coefficient spécifique
Otiorynchus ligustici . .	100	10,47	1,06	101,2
— *atroapterus* .	40	3,85	0,36	93,5
— *tenebricosus*.	120	8,24	0,71	85,8
Cerambyx scopolii . .	3	33,3	3,17	95,2
Donacia clavipes . . .	30	3,27	0,39	119,3
Timarcha tenebricosa .	9	55,8	4,33	89,5
— *coriaria* . .	27	14,8	1,67	118,8
Chrysomela fastuosa. .	20	2,01	0,24	119,4
Lina populi	50	9,32	0,88	94,4
Lina tremulae. . .	80	5,88	0,63	107,1
Coccinella septempunctata	13	3,51	0,30	85,5

TABLEAU II

Mesures sur la chitine : coefficients sexuels

Espèces		Poids moyen d'un individu	Poids de chitine moyen	Coefficient sexuel
Procrustes coriaceus	mâle	145,2	12,5	86,1
	femelle	185,0	14,8	80
Carabus auratus .	mâle	42,8	2,95	68,9
	femelle	61,3	3,93	64,1
— *catenulatus*	mâle	48,9	3,74	76,5
	femelle	56,3	4,27	75,8
— *consitus* .	mâle	53,0	3,80	71,7
	femelle	61,5	4,17	67,8
— *purpurascens* . .	mâle	72,2	5,08	70,4
	femelle	82,9	5,54	66,8
— *intricatus*.	mâle	56,4	4,93	87,4
	femelle	74,9	6,17	82,4
Harpalus atratus .	mâle	6,62	0,68	102,7
	femelle	7,44	0,78	104,8

Espèces		Poids moyen d'un individu	Poids de chitine moyen	Coefficient sexuel
Dytiscus dimidiatus	mâle	243,8	13,68	56,2
	femelle	252,8	13,66	54,2
— *marginalis*	mâle	205,4	12,47	60,7
	femelle	186,9	10,71	57,3
— *punctulatus*	mâle	129,9	8,60	66,2
	femelle	136,4	9,11	66,8
Cybister lateralimarginalis	mâle	213,2	17,6	82,5
	femelle	229,0	17,7	77,2
Colymbetes fuscus	mâle	29,3	2,00	68,2
	femelle	31,3	1,77	56,5
Acilius sulcatus	mâle	32,2	2,95	91,6
	femelle	35,0	3,06	87,4
Hydrous piceus	mâle	345,4	22,03	63,8
	femelle	401,3	25,34	63,1
Geotrupes mutator	mâle	68,5	5,18	75,6
	femelle	71,2	5,21	73,2
— *stercorarius*	mâle	97,1	6,93	71,4
	femelle	86,9	5,47	62,9
Oryctes nasicornis	mâle	376,3	37,8	100,4
	femelle	295,8	29,8	100,7
Melolontha vulgaris	mâle	75,0	5,29	70,5
	femelle	114,6	6,12	53,4
Lucanus cervus	mâle	239,2	33,6	140,5
	femelle	190,7	15,5	81,3
Dorcus parallelipipedus	mâle	38,6	4,63	119,9
	femelle	52,2	5,95	114,0
Otiorynchus tenebricosus	mâle	7,95	0,60	75,5
	femelle	8,53	0,82	96,1
Timarcha tenebricosa	mâle	40,2	4,65	115,6
	femelle	63,4	4,02	63,4
— *coriaria*	mâle	10,9	1,56	143,1
	femelle	18,7	1,77	94,6

TABLEAU III

Mesures sur la chitine : Variations individuelles du coefficient *c*.

Individus	♂			♀		
	P	*p*	*c*	P	*p*	*c*
			1. — Carabus catenulatus.			
	cg.	cg.		cg.	cg.	
a	39,8	3,2	80	40,0	2,7	68
b	43,2	3,0	69	43,7	3,5	80
c	43,4	4,0	92	48,1	3,5	73
d	44,1	3,0	68	52,2	3,7	71
e	44,4	3,7	83	53,7	4,0	74
f	45,0	3,5	78	53,8	4,0	74
g	45,7	3,7	81	55,0	4,7	85
h	46,3	4,6	99	55,5	4,0	72
i	47,1	3,3	70	56,2	4,7	84
j	48,7	4,3	88	57,2	4,8	84
k	49,3	3,5	71	57,3	4,6	80
l	49,9	3,3	66	57,6	4,6	80
m	50,2	3,6	72	58,9	5,1	87
n	50,5	4,0	79	59,5	4,2	71
o	50,7	3,8	75	59,8	4,9	82
p	51,0	4,1	80	59,9	4,6	77
q	52,9	3,5	66	60,1	4,3	72
r	55,0	4,3	78	63,3	5,0	79
s	56,9	3,8	67	66,7	4,0	60
t	64,2	4,7	73	68,6	4,5	66
			2. — Dytiscus marginalis.			
	cg.	cg.		cg.	cg.	
a	150,0	8,5	57	140,6	8,0	57
b	172,0	11,7	68	148,0	8,4	57
c	178,6	10,8	60	149,5	8,5	57
d	183,5	10,5	57	164,1	10,2	62
e	195,1	11,5	59	164,8	11,2	68
f	198,4	13,9	70	172,7	10,0	58
g	199,5	14,0	70	179,9	11,0	61
h	202,0	12,5	62	180,1	9,7	54
i	203,1	13,6	67	184,7	9,9	54
j	203,6	11,2	55	186,2	10,4	56
k	206,7	12,6	61	191,1	9,4	49
l	207,9	13,4	64	195,0	12,5	64
m	208,5	13,6	65	195,0	10,0	51
n	208,7	13,2	63	199,5	9,9	45
o	210,7	12,3	58	203,9	14,5	71
p	212,7	12,8	60	204,2	13,0	64
q	220,0	12,5	57	204,6	12,7	62
r	225,6	13,0	58	207,2	11,9	57
s	258,9	13,7	53	231,7	11,5	50
t	263,5	14,1	54	234,9	11,5	49

Individus	♂			♀		
	P	p	c	P	p	c
	3. — *Geotrupes mutator.*					
	cg.	cg.		cg.	cg.	
a	41,4	3,6	87	46,4	3,9	84
b	46,5	3,2	69	48,0	4,2	87
c	52,8	4,6	87	55,8	3,8	68
d	55,0	3,2	58	56,2	3,2	57
e	58,2	4,3	74	60,8	4,2	69
f	60,5	4,9	81	61,5	6,1	99
g	61,2	4,2	69	63,0	4,8	76
h	61,7	4,6	75	63,2	5,4	85
i	62,8	4,2	67	64,0	3,6	56
j	62,8	5,0	80	65,0	4,5	69
k	64,0	4,2	66	68,2	5,2	76
l	65,2	4,7	72	69,0	5,5	78
m	69,8	6,2	89	70,8	5,2	73
n	72,9	5,4	74	77,8	5,5	71
o	77,0	5,7	74	84,0	5,9	70
p	79,0	6,4	81	85,0	6,4	75
q	85,0	6,8	80	88,9	6,0	67
r	87,5	6,7	74	89,0	6,5	73
s	102,5	8,2	80	99,2	6,2	63
t	104,5	7,5	71	108,2	8,1	75
	4. — *Melolontha vulgaris.*					
	cg.	cg.		cg.	cg.	
a	58,0	4,6	82	89,0	4,8	54
b	62,9	4,8	76	93,1	4,8	52
c	63,5	3,8	60	93,5	4,2	45
d	64,7	4,8	74	98,1	5,2	53
e	65,9	5,3	80	106,5	5,4	51
f	66,7	5,6	84	107,9	6,0	56
g	70,3	5,2	74	110,7	6,0	54
h	72,6	5,2	72	110,9	5,7	51
i	73,6	5,5	75	112,7	6,3	56
j	75,7	4,9	65	113,2	5,7	50
k	76,6	5,2	68	117,1	6,9	59
l	77,4	4,7	61	117,3	6,0	51
m	78,0	5,2	67	120,4	7,4	61
n	78,7	5,2	66	123,0	6,4	52
o	80,0	5,6	70	128,8	7,3	59
p	82,0	4,6	56	125,1	6,6	53
q	85,4	6,7	78	126,0	6,5	52
r	87,6	6,3	72	126,9	6,5	51
s	87,9	5,4	61	136,7	7,2	53
t	91,9	7,2	78	139,4	7,6	55

TABLEAU IV

Mesures sur la croissance en poids de *Dytiscus marginalis*.

1er individu ♂

Dates des pesées	Poids
	mg.
9 février	28
12 —	43
15 —	82
16 —	99
1re mue	
17 février	147
18 —	166
21 —	306
22 —	358
23 —	398
24 —	450
2e mue	
25 février	626
26 —	762
27 —	816
28 —	1.010
29 —	1.025
1er mars	1.095
2 —	1.192
3 —	1.190
4 —	1.375
5 —	1.382
6 —	1.385
7 —	1.435
8 —	1.498
9 —	1.507
Métamorphose	

2e individu ♂

Dates des pesées	Poids
	mg.
8 février	27
11 —	53
14 —	86
1re mue	
15 février	150
17 —	205
20 —	369
21 —	403
2e mue	
22 février	595
23 —	625
24 —	742
26 —	905
28 —	1.035
29 —	1.088
2 mars	1.314
3 —	1.330
4 —	1.414
5 —	1.460
7 —	1.465
8 —	1.498
Métamorphose	
27 avril	1.186
30 —	1.650
3 mai	1.648
6 —	1.655
12 —	1.676
15 —	2.010
18 —	1.995
21 —	1.945
24 —	2.112
27 —	1.999
30 —	1.999
2 juin	1.999
5 —	2.037
8 —	1.984

3e individu ♀

Dates des pesées	Poids
	mg.
10 février	23
13 —	33
16 —	65
17 —	62
18 —	67
1re mue	
19 février	126
22 —	210
25 —	360
2e mue	
26 février	572
27 —	615
28 —	677
29 —	718
1er mars	795
2 —	955
3 —	980
4 —	1.105
5 —	1.145
6 —	1.153
7 —	1.351
8 —	1.372
9 —	1.385
10 —	1.407
11 —	1.435
12 —	1.372
13 —	1.348
Métamorphose	

4e individu ♀

Dates des pesées	Poids
	mg.
10 février	23
13 —	40
16 —	73
17 —	80
1re mue	
18 février	125
19 —	152
22 —	250
25 —	377
2e mue	
26 février	535
27 —	595
28 —	682
29 —	720
1er mars	835
2 —	920
3 —	930
4 —	1.052
5 —	1.085
6 —	1.120
7 —	1.266
8 —	1.306
9 —	1.302
10 —	1.375
11 —	1.396
12 —	1.363
13 —	1.380
14 —	1.325
Métamorphose	
6 mai	1.466
9 —	1.465
12 —	1.247
15 —	1.340
18 —	1.416
21 —	1.395
24 —	1.416

1er individu ♂		2e individu ♂		3e individu ♀		4e individu ♀	
Dates des pesées	Poids	Dates des pesées	Poids	Dates des pesées	Poids	Dates des pesées	Poids
			mg.				mg.
		11 juin	2.000			27 mai	1.531
		14 —	1.995			30 —	1.445
		17 —	2.016			2 juin	1.487
		20 —	2.048			5 —	1.472
		23 —	2.007			8 —	1.476
		26 —	2.032			11 —	1.549
		2 juillet	2.150			14 —	1.466
		5 —	2.014			17 —	1.464
		8 —	2.020			20 —	1.644
		11 —	2.022			23 —	1.493
		14 —	1.995			26 —	1.662
		17 —	2.085			2 juillet	1.627

TABLEAU V

Mesures sur le tube digestif.

Espèces	Poids du corps P	Long. du tube dig. L	Long. de l'int. ant. La	Long. de l'int. moy. Lm	Long. de l'int. post. Lp	$\frac{L}{\sqrt[3]{P}}$	$\frac{Lm}{\sqrt[3]{P}}$
	cg.	mm.	mm.	mm.	mm.		
Cicindela campestris.	10,6	17,9	8,0	4,3	5,6	8,1	1,9
Leistus spinibarbis .	2,7	12,6	5,9	2,9	3,7	9,1	2,1
Procrustes coriaceus.	121,4	»	»	36,0	30,0	»	7,3
Carabus auratus . .	71,3	43,5	11,6	16,6	15,2	10,5	4,0
Feronia madida .	19,0	29,3	11,7	9,4	8,2	11,0	3,5
Dytiscus dimidiatus.	254,0	127,7	25,3	21,7	80,7	20,1	3,4
— *marginalis.*	195,9	118,3	23,8	19,0	75,5	20,4	3,3
— *punctulatus*	125,7	103,4	21,3	17,7	64,4	20,6	3,5
Cybister lateralimarginalis	211,7	137,1	20,8	19,3	96,9	23,0	3,2
Hydrous piceus . .	458,0	202,8	5,8	147,2	49,8	26,3	19,1
Hydrophilus caraboides	32,8	54,7	2,5	36,6	15,6	17,1	11,4
Sphaeridium scarabaeoides. . . .	3,5	»	»	33,1	»	»	21,8
Ocypus olens . . .	30,4	37,1	7,9	17,0	12,2	11,9	5,4

Espèces	Poids du corps P	Long. du tube dig. L	Long. de l'int. ant. L*a*	Long. de l'int. moy. L*m*	Long. de l'int. post. L*p*	$\frac{L}{\sqrt[3]{P}}$	$\frac{Lm}{\sqrt[3]{P}}$
	cg.	mm.	mm.	mm.	mm.		
Byrrhus pilula . .	9,2	21,5	2,3	11,5	7,7	10,2	5,5
Silpha obscura . .	18,5	39,9	3,6	9,2	27,0	15,1	3,5
Ontophagus fracticornis	10,3	63,7	1,5	55,3	6,9	29,2	25,4
Aphodius fimetarius.	3,0	27,3	1,0	23,0	3,3	19,0	16,0
— *fossor* . .	13,3	54,1	1,3	47,3	5,5	20,8	18,3
Geotrupes mutator .	68,6	178,8	4,7	161,0	13,1	43,5	39,2
Geotrupes stercorarius	95,1	184,0	3,3	168,2	12,5	40,3	36,9
Geotrupes hypocrita.	45,2	108,9	2,6	96,9	9,4	30,5	27,2
Trypocopris vernalis.	57,4	102,9	2,8	92,0	8,1	26,6	23,8
Oryctes nasicornis .	336,7	80,1	14,4	17,6	48,1	11,5	2,5
Melolontha vulgaris.	107,0	165,7	5,8	119,7	40,2	34,9	25,2
Cetonia aurata . .	45,1	40,5	5,8	21,7	13,0	11,4	6,1
Trichius fasciatus .	11,7	19,5	3,1	9,7	6,7	8,6	4,3
Lucanus cervus . .	229,7	40,5	13,0	13,9	13,6	6,6	2,3
Dorcus parallelipipedus	38,7	26,0	6,0	11,5	8,5	7,7	3,4
Melanotus punctolineatus	9,4	18,1	1,5	6,5	10,1	8,6	3,1
Elater sanguinolentus	2,7	14,5	1,0	4,3	9,2	10,4	3,1
Telephorus rusticus.	6,5	12,7	3,5	3,6	5,6	6,8	1,9
Asida grisea. . .	11,5	36,1	3,1	16,1	16,9	16,4	7,3
Blaps mucronata. .	48,1	48,9	4,6	21,1	23,2	13,4	5,8
Meloe violaceus . .	67,0	45,4	6,8	16,4	22,2	11,2	4,0
Otiorynchus ligustici	11,7	30,4	4,8	13,0	12,5	13,4	5,7
Hylobius abietis . .	6,3	21,3	5,4	7,7	8,2	11,5	4,2
Dorcadion fuliginator	18,9	26,5	3,8	8,1	14,6	9,9	3,0
Donacia clavipes. .	4,4	13,3	2,7	5,9	4,7	8,1	3,6
Timarcha tenebricosa	57,4	62,2	4,7	30,7	26,8	16,6	8,1
— *coriaria* .	22,4	32,2	2,5	14,1	15,5	11,4	5,0
Melasoma populi. .	13,3	31,2	3,2	16,7	11,3	12,0	6,4
Coccinella septempunctata . . .	4,3	11,2	1,4	6,1	3,7	6,9	3,7

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1909. Abderhalden, E. und Heise, P. : Ueber das Vorkommen peptolytischer Fermente bei den Wirbellosen, *Zeitschr. physiol. Chemie*, Bd. LXII, 1909, 136-138.

1890. Ambronn, H. : Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken, *Mittheil. Zool. Stat. Neapel.*, Bd. IX, 1890, 475-478.

1895. Araki, T. : Ueber das Chitosan, *Zeitschr. physiol. Chemie*, Bd. XX, 1895, 498-510.

1903. Axenfeld : Invertin im Honig und in Insektendarm, *Centralbl. f. Physiol.*, Bd. XVII, 1903, 268-269.

1905. Babak E. : Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Nahrung auf die Länge des Darmkanals, *Centralbl. f. Physiol.*, Bd. XVIII, 1905, 662-666.

1858. Basch, S. : Untersuchungen über das chylopoetische und das uropoetische System der *Blatta orientalis*, *Sitzungsber. math. naturwiss. Classe Akad. Wiss. Wien.*, Bd. XXXIII, 1858 (publié en 1859), 234-258.

1893. Bataillon, E. : La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif, *Bull. scient. Fr. et Belg.*, t. XXV, 1893, 18-55.

1909. Berlese, A. : *Gli Insetti*, Milano, 1909.

1858. Berthelot, M. : Sur la transformation en sucre de divers principes immédiats contenus dans les tissus des animaux invertébrés, *C. R. Acad. Sc.*, t. XLVII, 1858, 227-230.

1906. Bertrand, Gabriel : Le dosage des sucres réducteurs, *Bull. Soc. chimique*, 3e série, t. XXXV, 1906, 1285-1299.

1898. Biedermann, W. : Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*, *Arch. ges. Physiol.*, Bd. LXXII, 1898, 105-162.

1903. Biedermann, W. : Geformte Sekrete, *Zeitschr. allgem. Physiol.*, Bd. II, 1903, 395-481.

1900. Bierry, H. : Recherches sur les ferments de l'embryon, *C. R. Soc. Biol.*, t. LII, 1900, 1080-1081.

1911. Bierry, H. : Recherches sur les diastases qui concourent à la digestion des hydrates de carbone, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1911.

1900. Bierry, H. et Portier, P. : Recherches sur la digestion de l'inuline, *C. R. Soc. Biol.*, t. LII, 1900, 423-424.

1893. Bizzozzero, G. : Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut, *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XLII, 1893, 82-152.

1866. Blasius, W. : Ueber die Gesetzmässigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Raupe an bis zu dem des entwickelten Schmetterlinges, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. XVI, 1866, 135-177.

1908. Bohn, G. : L'assimilation pigmentaire chez les Actinies, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXLVII, 1908, 689-692.

1911. Bohn, G. : Sur les échanges gazeux des Etoiles de mer, *C. R. Assoc. franç. Avanc. Sc.*, 40e session, Dijon, 1911, 551-553.

1912. Bohn, G. : Quelques expériences de modification des réactions chez les animaux, suivies de considérations sur les mécanismes chimiques de l'évolution, *Bull. scient. Fr. et Belg.*, t. XLV, 1912, 217-238.

1895 Bordas, L. : Appareil glandulaire des Hyménoptères, *Ann. Sc. nat.*, *Zool.*, 7e série, t. XIX, 1895, 1-362.

1898. Bordas, L. : L'appareil digestif des Orthoptères (études morphologiques, histologiques et physiologiques de cet organe et son importance pour la classification des Orthoptères), *Ann. Sc. nat.*, *Zool.*, 8e série, t. V, 1898, 1-208.

1901. Bordas, L. : Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscides, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXII, 1901, 1580-1582.

1902. Bordas, L. : Variations morphologiques et anatomiques présentées par le gésier chez quelques Coléoptères, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXV, 1902, 982-984.

1903. Bordas, L. : L'appareil digestif des Silphides, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXVII, 1903, 344-346.

1903. Bordas, L. : Anatomie et structure histologique de l'intestin terminal de quelques Silphidæ (*Silpha atrata* L. et *Silpha thoracica* L.), *C. R. Soc. Biol.*, t. LV, 1903, 1007-1009.

1904. Bordas, L. : Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* et de l'*Hydrous caraboides*, *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI, 1904, 1100-1102.

1906. Bordas, L. : L'ampoule rectale des Dytiscides, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXI, 1906, 503-504.

1906. Bordas, L. : Morphologie de l'appâreil digestif de l'Anthonome du pommier (larve et adulte), *Bull. Soc. zool. de Fr.*, t. XXXI, 1906, 121-123.

1898. Bouchard, Ch. : Augmentation du poids du corps et transformation de la graisse en glycogène, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXVII, 1898, 464-469.

1900. Bouchard, Ch. et Desgrez, A. : Sur la transformation de la graisse en glycogène dans l'organisme, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXX, 1900, 816-822.

1850. Bouchardat, J. : De la digestion chez le ver à soie, *C. R. Acad. Sc.*, t. XXXI, 1850, 379-381.

1911. Bounoure, L. : Etude comparée de quatre diastases digestives chez quelques espèces de Coléoptères, *C. R. Acad. Sc.*, t. CLII, 1911, 228-231.

1912. Bounoure, L. : L'influence du régime alimentaire sur la production de la chitine chez les Coléoptères, *C. R. Congr. Soc. Sav.*, Paris, 1912.

1913. Bounoure, L. : Observations sur l'évolution post-embryonnaire du Dytique bordé, *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVI, 1913, 633-636.

1913. Bounoure, L. : L'influence de la taille des Insectes sur la production de la chitine, sécrétion de surface, *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVII, 1913, 140-142.

1912. Brach, H. : Untersuchungen über den chemischen Aufbau des Chitins, *Biochem. Zeitschr.*, Bd. XXXVIII, 1912, 468-491.

1896. Brandes, G. : Ueber den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens, *Biol. Centralbl.*, Bd. XVI, 1896, 825-838.

1882. Brehm, A. E. : *Merveilles de la Nature. Les Insectes.* Edition française par Künckel d'Herculais, 2 vol., Paris, 1882.

1874. Butschli, O. : Einiges über das Chitin, *Arch. Anat. u. Physiol.*, 1874, 362-370.

1894. Butschli, O. : Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Strukturen von Cellulose- und Chitinmembranen, *Verh. Nat. Ges. Heidelberg*, Bd. V, 1894, 230-292.

1898. Butschli, O. : *Untersuchungen über Strukturen*, Leipzig, 1898.

1892. Chatin, J. : Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves des Libellules, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXIV, 1892, 1135-1138.

1899. Chudeau, R. : Sur les tailles maxima de quelques animaux, *Trav. Stat. zool. Wimereux*, t. VII, 1899, 100-113.

1875. Chun, C. : *Ueber den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rektaldrüsen bei den Insekten*, Frankfurt a. M., 1875.

1905. Cligny, A. : Croissance de la Plie, *Ann. Stat. aquic. Boulogne-sur-Mer*, nouv. série, t. I, 1905, 115.

1856. Cornalia, E : Monografia del Bombyce del gelso, *Mem. R. Istit. lombardo di Sc., Lett. ed Arti*, t. VI. 1856.

1889 Dastre, A. : Pouvoir nutritif direct du sucre de lait, *Arch. Physiol.*, 5e série, t. I, 1889, 718-725.

1890 Dastre, A. : Transformations du lactose dans l'organisme, *Arch. Physiol.*, 5e série. t. II, 1890, 103-110.

1910. Deegener, P. : Beiträge zur Kenntniss der Darmsekretion. 2. Theil. *Macrodytes (Dytiscus) circumcinctus* Ahr., *Arch. Naturgesch.*, Bd. LXXVI, 1910, 27-43.

1902. Deschamps, J.-J. : Etude analytique du phénomène de l'auto-intoxication, *Bull. Soc. des gens de Science*, 15 janvier 1902.

1896. Dubois, Raphael : *Etude sur le mécanisme de la thermogénèse et du*

sommeil chez les Mammifères. Physiologie comparée de la Marmotte, Paris, 1896.

1901. Dubois, R. et Couvreur, E. : Etudes sur le ver à soie pendant la période nymphale, *Soc. linnéenne de Lyon*, 10 juin 1901, 1-7.

1899. Duclaux, E. : *Traité de Microbiologie. T. II. Diastases, toxines et venins*, Paris, 1899.

1824. Dufour, L. : Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères, *Ann. Sc. natur.*, t. II. 1824, 462-482 ; — *ibid.*, t. III, 1824, 215-242 et 476-491 ; — *ibid.*, t. IV, 1825, 103-125.

Fabre, J.-H. : *Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les mœurs des Insectes*, 10 vol., Paris.

1903. Farkas, K. : Beiträge zur Energetik der Ontogenese. 3 Mitth. Ueber den Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose, *Arch. ges. Physiol.*, Bd. XCVIII, 1903, 490-546.

1903. Fischer, W. : *Uber Enzyme wirbelloser Tiere*, Dissert. Rostock, 1903.

1896. Fischer und Niebel : Ueber das Verhalten der Polysaccharide gegen einige tierische Secrete und Organe, *Sitzungsber. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1896, 73-82.

1910. Foa, C. : Ricerche sulla lattase intestinale. Contributo allo studio dell' adattamento dei fermenti nell' organismo vivente, *Archiv. di fisiol.*, t. VIII, 1910, 121-127.

1901. Frænkel, S. und Kelly, A. : Beiträge zur Konstitution des Chitins, *Sitzungsber. k. Acad. Wiss. Wien., Mathem.-naturw. Klasse*, Bd CX, Abt. II^b, 1901.

1855. Frémy, E. : Recherches chimiques sur les os, *Ann. Chimie et Phys.*, 3e série, t. XLIII, 1855, 93-96.

1882. Frenzel, J. : Ueber Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. *Dissert. Gœttingen*, 1882. Aussi dans : *Berlin. entomolog. Zeitschr.*, Bd. 26, 1882, 267-313.

1886. Frenzel, J. : Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration, *Arch. mikr. Anat.*, Bd. XXVI, 1886, 229-306.

1891. Frenzel, J. : Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung, *Biol. Centralbl.*, Bd. XI, 1891, 558-565.

1907. Frouin, A. : Sur l'activabilité de sucs pancréatiques de fistules permanentes chez des animaux soumis à des régimes différents, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIII, 1907, 473-474.

1906. Furth, O. von, und Russo, M. : Ueber kristallinische Chitosanverbindungen aus Sepienschulpen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Chitins, *Beitr. chem. Physiol.*, Bd. VIII, 1906, 163-190.

1907. Furth, O. von, und Scholl, E. : Ueber Nitrochitine, *Beitr. chem. Physiol.*, Bd. X, 1907, 188-198.

1910. Gadeau de Kerville, H. : Indication du poids d'Insectes appartenant à soixante-dix espèces de différents ordres, *Bull. Soc. entom. France*, 1910, 130-134.

1874. Gegenbaur, C. : *Manuel d'anatomie comparée*, trad. franç., Paris, 1874.

1890. Gehuchten, A. van : Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Ptychoptera contaminata*. I. Etude du revêtement épithélial et recherches sur la sécrétion, *La Cellule*, t. VI, 1890, 1-108.

1891. Gehuchten, A. van : Le mécanisme de la sécrétion, *Anat. Anz.*, Bd. VI, 1891, 12-25.

1909. Giaja, J. : Etude des ferments des glucosides et des hydrates de carbone chez les Mollusques et chez les Crustacés, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1909.

1898. Giard, A. : Le Carabe doré est-il frugivore ?, *Intermédiaire des Biologistes*, 1897-1898. — Réimprimé dans *Œuvres diverses. T. I. Biologie générale*, Paris, 1911, 491-493.

1895. Gilson, E. : De la présence de la chitine dans la membrane cellulaire des Champignons, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXX, 1895, 1000-1002.

1873. Girard, M. : *Traité élémentaire d'entomologie. T. I. Introduction. Coléoptères*, Paris, 1873.

1901. Gorka, S. : Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren, *Allg. Zeitschr. Entom.*, Bd. VI, 1901, 339-341.

1907. Guyénot, Em. : L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de Mouches, *Bull. scient. Fr.* et *Belg.*, t. XLI, 1907, 353-370.

1857. Hæckel, E. : Die Gewebe des Flusskrebses, *Arch. Anat. u. Physiol.*, 1857, 469-568.

1897. Hanriot et Camus, L. : Sur le dosage de la lipase, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIV, 1897, 235-237.

1909. Haupt. H. : Zur Biologie der Hydrous- (Hydrophilus-) Larve, *Zeitschr. Naturwiss.*, Leipzig, Bd. LXXXI, 1909, 301-304.

1904. Henneguy, F. : *Les Insectes*, Paris, 1904.

1904. Henry, C. et Bastien, L. : Sur la croissance de l'homme et sur la croissance des êtres vivants en général, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXIX, 1904, 811-814.

1910. Hirata : Ueber die Mengenverhältnisse der Diastase in den einzelnen Organen verschiedener Tierarten, *Biochem. Zeitschr.*, Bd. XXVII, 1910, 385-396.

1867. Holmgren, E. : Physiologiske undersokninger öfver dufvans magar, *Upsala Läkare förenings Förhandlinger*, 1867.

1872. Holmgren, E. : Om köttätande dufvor, *ibid.*, 1872.

1902. Holmgren, N. : Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insecten, *Anat. Anz.*, Bd. XXI, 1902, 373-378.

1889. Hopkins, F. : Uric acid derivatives functioning as pigments in Butterflies, *Proc. chem. Soc. London*, 1889.

1907. Houssay, F. : Variations expérimentales. Etudes sur six générations de Poules carnivores, *Arch. Zool. expér. et gén.*, 4e série, t. VI, 1907, 137-332.

1912. Houssay, F. : Forme, puissance et stabilité des Poissons, *Collect. de Morphol. dynam.*, t. IV, 1912.

1880. Huxley, Th. : *L'Ecrevisse. Introduction à l'étude de la zoologie*, Paris, 1880.

1910. Ibrahim, J. : Die Doppelzuckerfermente (Lactase, Maltase, Invertin) beim menschlichen Neugeborenen und Embryo. I. Mitteilung, *Zeitschr. physiol. Chemie*, Bd. LXVI, 1910, 19-36.

1910. Ibrahim und Kaumheimer : *Id.* II. Mitteilung, *Ibid.*, Bd. LXVI, 1910, 37-52.

1908. Ilikevic, C. : Recherches microchimiques sur les membranes cellulaires des Champignons, *Bull. Acad. Imp. Sc. St-Petersbourg*, 6e série, t. II, 1908, 571-588 (en russe).

1909. Irvine, J. C. : A polarimetric method of identifying chitin, *Journ. chem. Soc.*, vol. XCV, 1909, 564-570.

1909. Janet, Ch. : *Sur l'ontogénèse de l'Insecte*, Limoges, 1909.

1875. Jousset de Bellesme : *Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte*, Paris, 1875.

1876. Jousset de Bellesme : Recherches sur les fonctions des glandes de l'appareil digestif des Insectes, *C. R. Acad. Sc.*, t. LXXXII, 1876, 97-99.

1876. Jousset de Bellesme : Réponse à la réclamation de Plateau au sujet de la digestion des Insectes, *ibid.*, t. LXXXII, 1876, 461-463.

1911. Kapzov, S. : Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. XCVIII, 1911, 297-337.

1904. Kellogg, V. L and Bell : Notes on Insect bionomics, *Journ. exper. Zool.*, vol. I, 1904, 357-367.

1896. Kennel, J. : Studien über sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen. I. Der sexuelle Dimorphismus bei Schmetterlingen und Ursachen desselben, *Schrift. Nat. Ges.*, Dorpat, Bd. IX, 1896.

1886. Kirch : *Das Glycogen in den Geweben des Flusskrebses*, Dissert., Bonn, 1886.

1903. Kobert, R. : Uber einige Enzyme wirbelloser Thiere, *Arch. ges. Physiol.*, Bd. XCIX, 1903, 111-186.

1858. Kölliker, A. : Untersuchungen zur vergleichenden Gewebslehre, *Verhandl. d. phys. mediz. Ges. Würzburg*, Bd. VIII, 1858.

1893 Krawkow, N.-P. : Uber verschiedenartige Chitine, *Zeitschr. Biol.*, 2e Reihe, Bd. XI, 1893, 177-189.

1882. Krükenberg, C. : Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge, *Untersuch. physiol. Inst. Univ. Heidelberg*, Bd. II, 1882, 1-45.

1899. Künckel d'Herculais, J. : La mue chez les Insectes considérée comme moyen de défense contre les parasites végétaux ou animaux. Rôles spéciaux de la mue trachéale et de la mue intestinale, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXVIII, 1899, 620-622.

1854. Lacaze-Duthiers, H. de et Riche, A. : Mémoire sur l'alimentation de quelques Insectes gallicoles et sur la production de la graisse, *Ann. Sc. nat. Zool.*, 4e série, t. II, 1854, 81-106.

1834-1838. Lacordaire, Th. : *Introduction à l'étude de l'entomologie*, Paris, 1834-1838.

1908. Laloy, L. : Le régime alimentaire des Insectes, *Revue scient.*, 5e sér., t. IX, 1908, 271-275.

1910. La Riboisière, J. de : Recherches organométriques en fonction du régime alimentaire sur les Oiseaux, *Collect. de Morphol. dynam.*, t. II, 1910.

1843. Lassaigne, J. L. : Sur le tissu tégumentaire des Insectes des différents ordres, *C. R. Acad. Sc.*, t. XVI, 1843, 1087-1089.

1896. Le Dantec, F. : *Théorie nouvelle de la vie*, Paris, 1896.

1876. Ledderhose, G. : Ueber salzsaures Glykosamin, *Ber. deutsch. chem. Ges.*, Bd. IX, 1876, 1200-1201.

1878. Ledderhose, G. : Ueber Chitin und seine Spaltungsprodukte, *Zeitschr. physiol. Chemie*, Bd. II, 1878, 213-227.

1908. Legendre, R. : Recherches sur le nanisme expérimental. Influence des excreta, *Arch. Zool. expér. et gén.*, 4e série, t. VIII, 1908, Notes et Revue, LXXVII-LXXXIII.

1902. Léger, L. et Duboscq, O. : Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes, *Arch. Zool. expér. et gén.*, 3e série, t. X, 1902, Notes et Revue, XXXVI-XLII.

1899. Léger, L. et Hagenmüller, P. : Sur la structure des tubes de Malpighi de quelques Coléoptères Ténébrionides, *C. R. Soc. Biol.*, t. LI, 1899, 449-451.

1862. Lereboullet, A. : Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse, *Mem. Acad. Sc.*, t. XVII, 1862, 447-805.

1845. Leuckart, Rud. : In *Rud. Wagner, Lehrbuch der Zootomie. 2 Theil. Anatomie der wirbellosen Thiere*, Leipzig, 1845-1847.

1857. Leydig, Fr : *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere*, Frankfurt a. M., 1857. Trad. franç., 1866.

1905. Linden, Maria von : L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, t. LVII, 1905, 692-694.

1905. Linden, Maria von : Comparaison entre les phénomènes d'assimilation du carbone chez les chrysalides et chez les végétaux, *ibid.*, t. LVII, 1905, 694-696.

1905. Linden, Maria von : L'augmentation de poids des chrysalides n'est pas due à l'absorption d'eau, *ibid.*, t. LVII, 1905, 696-697.

1906. Linden, Maria von : Uber die Assimilationstätigkeit bei Raupen und Puppen von Schmetterlingen, *Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, 1906, Suppl. Bd, 1-108.

1907. Linden, Maria von : Der Einfluss des Kohlensäuregehaltes der Atemluft auf die Gewichtsveränderung der Schmetterlingspuppen, *Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, 1907, 162-208.

1907. Linden, Maria von : L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXII, 1907, 360-362.

1907. Linden, Maria von : L'augmentation de poids des chrysalides est due

à l'absorption d'eau et à la formation de substance organique, *ibid.*, t. LXII, 1907, 371-372.

1907. Linden, Maria von : Réponse à MM. Dubois et Couvreur, *ibid.*, t. LXII, 1907, 428-429.

1911. Linden, Marià von : Der Einfluss des Kohlensäuregehaltes der Atemluft auf die Gewichtsveränderung und die Zusammensetzung des Körpers von Schmetterlingspuppen, *Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, 1910, Suppl.-Bd., 153-198.

1912. Linden, Maria von : *Die Assimilationstätigkeit bei Schmetterlings puppen*, Leipzig, 1912.

1912. Lombroso, U., Bompiani, R. et Rinaldini, Th. : Critica sperimentale alla dottrina degli adattamenti degli enzimi dirigente, *Arch. di farmacol. speriment. e scienze affini*, t. XIII, 1912, 193-200, 201-210, 241-252. — En français dans : *Arch. ital. Biol.*, t. XVII, 1912, 361-396.

1910. London, E. S. und Lukin : Studien über die spezifische Anpassung der Verdauungssäfte. I. Zur Spezifizität des Magensaftes und des Pankreassaftes, *Zeitschr. physiol. Chemie*, Bd. LXVIII, 1910, 366-370.

1895. Luciani, L. et Tarulli, L. : Poids des cocons du *Bombyx mori* du commencement de leur tissage à la naissance des papillons, *Arch. ital. Biol.*, t. XXIV, 1895, 237.

1832. Lyonet, P. : *Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses de différentes espèces d'insectes*, Paris, 1832.

1911. Magnan, A. : Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux, *Collect. de Morphol. dynam.*, t. III, 1911.

1912. Magnan, A. : Sur la croissance de canards soumis à quatre régimes alimentaires différents, *C. R. Acad. Sc.*, t. CLIV, 1912, 1535-1538.

1908. Marchal, P. : Le Lecanium du Robinia, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXV, 1908, 2-5.

1907. Mazurkiewicz : Die festen Bestandteile des Bauchspeichels und die Theorie der Sekretionstätigkeit des Pankreas, *Arch. ges. Physiol.*, Bd. CXXI, 1907, 75-113.

1908. Metalnikov, S. : Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*, *Arch. Zool. expér. et gén.*, 4e série, t. VIII, 1908, 489-588.

1809. Miger, F. : Mémoires sur les larves des Insectes. Larves des Insectes Coléoptères aquatiques, *Ann. Mus. Hist. nat.*, t. XIV, 1809, 441-459.

1889. Mingazzini, P. : Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti, *Mittheil. Zool. Station Neapel*, Bd. IX, 1889-1891, 266-304.

1885. Müllenhoff, K. : Die Grösse der Flugflächen, *Arch. ges. Physiol.*, Bd. XXXV, 1885, 407-453.

1896. Nagel, W.-A. : Ueber eiweissverdauenden Speichel bei Insectenlarven (*Dytiscus marginalis*), *Biol. Centralbl.*, Bd. XVI, 1896, 51-57 et 103-112.

1899. Nazari, A. : Ricerche sulla struttura del tubo digerente et sul processo digestivo del *Bombyx mori* allo stato larvale, *Ric. labor. anat. Roma*, vol. VII, 1899, 75-85.

1823. Odier, A. : Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des Insectes, *Mém. Soc. Hist. nat.*, Paris, t. I, 1823.

1907. Offer, Th.-R. : Ueber Chitin, *Biochem. Zeitschr.*, Bd. VII, 1907, 117-127.

1899. Orban : Ueber das Vorkommen der Laktase in Dünndarm und in den Säuglingsfäces, *Prager med. Wochenschr.*, nos 33, 34 et 35, 1899.

1899. Oudemans, J.-Th. : Falter aus castrirten Raupen, wie sie ausschen und sie sich benehmen, *Zool. Jahrb.*, *Syst.*, Bd. XII, 1899, 71-81.

1898. Packard, A. S. : *A text-book of entomology*, New-York, 1898.

1898. Pantel, J. : *Thrixion Halidayanum* Rend. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires, *La Cellule*, t. XV, 1898, 1-290.

1895. Pautz und Vogel : Ueber die Einwirkung der Magen- und Darmschleimhaut auf einige Biosen und auf Raffinose, *Zeitschr. Biol.*, Bd. XXXII, 1895, 304-307.

1901. Pawlow, J.-P. : *Le travail des glandes digestives*, traduct. franç., Paris, 1901.

1843. Payen, A. : Propriétés distinctives entre les membranes végétales et les enveloppes des Insectes et des Crustacés, *C. R. Acad. Sc.*, t. XVII, 1843, 227-231.

1858. Peligot, Eug. : Sur la composition de la peau des vers à soie, *C. R. Acad. sc.*, t. XLVII, 1858, 1034-1039.

1910. Pérez, Ch. : Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg), *Arch. Zool. expér. et gén.*, 5e série, t. IV, 1910, 1-274.

1910. Pérez, Ch. : Signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles, *Bull. scient. Fr. et Belge*, t. XLIV, 1910, 221-234.

1908. Philoche, Mlle Ch. : Recherches physico-chimiques sur l'amylase et la maltase, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1908. Aussi : *Journ. Chimie phys.*, t. VI, 1908.

1902. Pictet, A. : Influence du changement de nourriture des chenilles sur le développement de leurs Papillons, *C. R. 85e Sess. Soc. Helv. Sc. natur.*, 1902, 164-166.

1903. Pictet, A. : Sur les variations des Papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité, *C. R. 86e Sess. Soc. Helv. Sc. natur.*, 1903, 50-52.

1905. Pictet, A. : Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des Papillons, *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, t. XXXV, 1905, 45-127.

1874. Plateau, F. : Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes, *Mém. Acad. roy. Belg.*, 2e série, t. XLI, 1re partie, 1874, 1-124.

1876. Plateau, F. : Sur la digestion chez les Insectes. Remarques à propos

d'un travail récent de M. Jousset, *C. R. Acad. Sc.*, t. LXXXII, 1876, 340-342.

1876 Plateau, F. : Notes sur les phénomènes de la digestion chez la Blatte américaine (*Periplaneta americana* L.), *Bull. Acad. roy. Belg.*, 2e série, t. XLI, 1876, 1206-1233.

1906. Plimmer, A. : On the presence of lactase in the intestine of animals and on the adaptation of the intestine to lactose, *Journ. Physiol.*, vol. XXXV, 1906, 20-31.

1904. Plotnikoff, W. : Ueber die Haütung und einige Elemente der Haut der Insekten, *Zeitschr. wiss. Zool*, Bd. LXXVI, 1904, 333-366.

1903. Popielski, L. : Ueber die Grundeigenschaften des Pankreassaftes, *Centralbl. Physiol.*, Bd. XVII, 1903, 65-70.

1906. Porcher, Ch. : De la présence de la lactase dans les excréments des jeunes Mammifères, *C. R. Soc. Biol.*, t. LVIII, 1906, 1114-1115.

1904. Porta, A. : La funzione pancreo-epatica negli Insetti, *Anat. Anz.*, Bd. XXIV, 1904, 97-111.

1898. Portier, P. : Recherches sur la lactase, *C. R. Soc. Biol.*, t. L, 1898, 387-389.

1911. Portier, P. : Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1911. Aussi : *Arch Zool. expér. et gén.*, 1re série, t. VIII, 1911, 89-379.

1901. Portier, P. et Bierry, H. : Recherches sur l'influence de l'alimentation sur les sécrétions diastasiques, *C. R. Soc. Biol*, t. LIII, 1901, 810-811.

1910. Poyarkoff, E. : Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère, la Galéruque de l'Orme, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1910. Aussi : *Arch. Anat. microsc.*, t. XII, 1910, 333-474.

1912. Przibram, H. und Megusar, Fr. : Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. — 1. Länge und Masse, *Arch. Entw. mech.*, Bd. XXXIV, 1912, 680-741.

1899 Querton, L. : Du mode de formation des membranes cellulaires, *Trav. Stat Zool. Wimereux*, t. VII, 1899, 529-538.

1811. Ramdohr, K.-A. : *Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten*, Halle, 1811.

1911. Ramme : Die Bedeutung des Proventriculus bei Coleopteren und Orthopteren, *Zool. Anz.*, Bd. XXXVIII, 1911, 333-336.

1877. Regimbart, M. : Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre Dytiscus, *Ann. Soc. entom. Fr.*, 5e série, t. VII, 1877.

1849. Regnault, J. et Reiset, J. : Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes, *Ann. Chim. et Phys.*, 3e série, t. XXVI, 1849, 483-490.

1902. Richard, A. : *Ueber Cuticular- und Gerust-Substanzen bei Wirbellosen Tieren*. Diss, Heidelberg, 1902.

1898. Rengel, C. : Uber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. LXIII, 1898, 440-455.

1901. Rengel, C. : Zur Biologie des *Hydrophilus piceus*, *Biol. Centralbl.*, Bd. XXI, 1901, 173-182 et 209-220.

1908. Revilliod, P. : Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif. Diss., Genève, 1908. Aussi : *Revue Suisse Zool.*, t. XVI, 1908, 241-320.

1900. Richaud, A. : Sur quelques points relatifs à l'histoire physiologique de l'inuline chez les animaux, *C. R. Soc. Biol.*, t. LII, 1900, 416-417.

1900. Richaud, A. : Recherches physiologiques sur l'inulase et l'inuline, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1900.

1895. Rœhmann und Lappe : Die Lactase des Dünndarmes, *Ber. deutsch. chem. Ges.*, Bd. XXVIII, 1895, 2506-2507.

1914. Rolland, P. : Contribution à l'étude du tube digestif et de la digestion chez les Orthoptères, *Dipl. d'études sup.*, Paris, 1914.

1909. Roques, X. : Sur la variation de quelques diastases pendant la métamorphose chez un Trichoptère, *Limnophilus flavicornis* Fabr., *C. R. Acad. Sc.*, t. CXLIX, 1909, 319-321.

1911. Roques, X. : Recherches biométriques sur l'influence du régime alimentaire chez un Insecte : *Limnophilus flavicornis* Fabr., *C. R. Assoc. franç. Avanc. Sc., 40e session*, Dijon, 1911, 566-578.

1859. Rouget, Ch. : Des substances amylacées dans les tissus des animaux, spécialement des Articulés (chitine), *C. R. Acad. Sc.*, t. XLVIII, 1859, 792-795.

1900. Rouville, E. de : Du tissu conjonctif comme régénérateur des épithéliums, *Thèse sc. nat.*, Paris, 1900. Aussi : *Trav. Inst. Zool. Montpellier*, nouv. série, t. VII, 1900

1911. Rungius, H. : Der Darmkanal (der Imago und Larve) von *Dytiscus marginalis* L., *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. XCVIII, 1911, 179-287.

1899. Sayce, O.-A. : On the structure of the alimentary system of *Gryllotalpa australis*, with some physiological notes, *Proc. Roy. Soc. Victoria*, Melbourne, 2e série. vol. XI, 1899, 113-129.

1906-1907. Schepelmann, E. : Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, *Arch. Entw. mech.*, Bd. XXI, 1906, 500-595 und Bd. XXIII, 1907, 183-226.

1911. Schluter, C. : Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Verdauungsapparates der Insecten. Diss. Leipzig, 1911. Aussi : *Zeitschr. allgem. Physiol.*, Bd. XIII, 1912, 155-200.

1845. Schmidt, C. : Zur vergleichenden Physiologie der Wirbellosen. Eine physiologisch-chemische Untersuchung. Braunschweig, 1845. Aussi : *Ann. Chem. u. Pharm.*, Bd. LIV, 1845, 298-311.

1891. Schmiedeberg, O. : Ueber die chemische Zusammensetzung des Knorpels, *Arch. exp. Pathol.*, Bd. XXVIII, 1891, 395.

1908. Scholl, E. : Die Reindarstellung des Chitins aus *Boletus edulis*, *Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien., math.-nat. Kl.*, Bd. CXVII, Abt. I, 1908, 547-560.

1905. Seillière, G. : Sur un ferment hydrolysant la xylane dans le tube digestif de certaines larves de Coléoptères, *C. R. Soc. Biol.*, t. LVIII, 1905, 940-941.

1874. Semper, C. : Ueber die Wachsthums-Bedingungen des *Lymnaeus stagnalis*, *Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, Bd. I, 1874, 137.

1813. Serres, M. de : Observations sur les usages des diverses parties du tube intestinal des Insectes, *Ann. Mus. Hist. Nat.*, t. XX, 1813, 48-114.

1904. Sieber und Metalnikov, S. : Über Ernährung und Verdauung der Bienenmotte (*Galleria mellonella*), *Arch. ges. Physiol.*, t. CII, 1904, 269-286.

1846. Siebold, C. von und Stannius : *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, Berlin, 1846. Trad. franç., 1850.

1858. Sirodot : Recherches sur les sécrétions chez les Insectes, *Ann. Sc. nat. Zool.*, 4e série, t. X, 1858, 141-189 et 251-334.

1907. Sisto, P. : Ricerche sulla lattasi, *Archiv. di fisiol.*, t. IV, 1907, 116-122.

1905. Sitovski : Biologische Beobachtungen an Motten, *Zeitschr. allgem. Physiol.*, Bd. V, 1905, 435-510.

1904. Spiess, C. : Modifications subies par l'appareil digestif sous l'influence du régime alimentaire, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXVIII, 1904, 1123-1124.

1903. Stefanowska, Mlle M. : Sur la croissance en poids de la souris blanche, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXVI, 1903, 1090-1093.

1913. Steudel, A. : Absorption und Secretion im Darm von Insecten, *Zool. Jahrb.*, *Abt. allg. Zool. u. Physiol.*, Bd. XXXIII, 1913, 165-224.

1909. Straus, J. : Ueber das Vorkommen einiger Kohlehydratfermente bei Lepidopteren und Dipteren in verschiedenen Entwicklungsstadien, *Zeitschr. Biol.*, Bd. LII, 1909, 95-106.

1849. Suckow, F. : Verdauungsorgane der Insecten, *Zeitschr. organ. Phys.*, Bd. III, 1849.

1881. Sundwick, E. : Zur Konstitution des Chitins, *Zeitschr. physiol. Chemie*. Bd. V, 1881, 385-394.

1737-1738. Swammerdam, J. : *Bijbel der natuure, of historie der Insecten (Biblia naturae, sive historia Insectorum)*. Leyde, 2 vol., 1737-1738.

1881. Tullberg, T. : Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen, *Konigl. Svenska. Vet. Ak. Hand.*, Bd. XIX, 1882, 5-12.

1890. Urech, F. : Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Secreten. *Zool. Anz.*, Bd. 13, 1890, 254-260, 272-280 et 309-314.

1905. Vaney et Maignon : Variations subies par le glucose, le glycogène, la graisse et les albumines solubles au cours des métamorphoses du Ver à soie, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXL, 1905, 1192-1195.

1905. Vaney et Maignon : Influence de la sexualité sur la nutrition du *Bombyx mori* aux dernières périodes de son évolution. Localisation du glycocène, des graisses et des albumines solubles au cours de la nymphose, *ibid.*, t. CXL. 1905, 1280-1283.

1906. Vaney et Maignon : Influence de la sexualité sur la nutrition du Bom-

byx mori, *C. R. Assoc. franç. Avanc. Sc., 35e session*, Lyon, 1906, 465-469.

1892. Verson, A. : Note sur une série de nouveaux organes excréteurs découverts dans le *Bombyx mori*, *Arch. ital. Biol.*, t. XVIII, 1892, 115-118.

1911. Verson, E. : Beitrag zur näheren Kenntniss der Häutung und der Häutungsdrüsen bei *Bombyx mori*, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. XCVII, 1911, 457-480.

1901. Vignon, P. : Recherches sur les épitheliums, *Arch. Zool. exper.*, 3e série, t. IX, 1901, 371-715.

1894. Visart, O. : Contribuzione allo studio del tubo digerente degli Artropodi. Ricerche istologiche e fisiologiche sul tubo digerente degli Ortotteri, *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Pisa*, t. XIII, 1894, 20-54.

1882. Vitzou, A. N. : Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes, *Arch. Zool. exper. et gen.*, t. X, 1882, 451-579.

1888. Wasmann, E. : Ueber die Lebensweise von *Hydrophilus piceus* L., *Natur und Offenbar.*, Münster, Bd. XXXIV, 1888, 152.

1888. Wasserzug : Variations de forme chez les Bactéries, *Ann. Inst. Pasteur*, t. II, 1888, 75-83.

1888. Wasserzug : Variations durables de la forme et de la fonction chez les Bactéries, *ibid.*, t. II, 1888, 153-157.

1907. Weinland, E. : Ueber die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege (*Calliphora vomitoria*), *Zeitschr. Biol.*, Bd. XLVII, 1906, 186-231.

1907. Weinland, E. : Weitere Beobachtungen an Calliphora, *Zeitschr. Biol.*, Bd. XLIX, 1907, 421-485.

1909. Weinland, E. : Chemische Beobachtungen an der Fliege Calliphora, *Biol. Centralbl.*, Bd. XXIX, 1909, 564-577.

1901. Weiss, G. : Sur l'adaptation fonctionnelle des organes de la digestion, *C. R. Soc. Biol.*, t. LIII, 1901, 908-909.

1894. Werner, F. : Zoologische Miszellen. VII. Die relative Darmlänge bei insekten-und pflanzenfresseden Orthopteren, *Biol. Centralbl.*, Bd. XIV, 1894, 116-119.

1187. Wertheimer, L. : Sur la structure du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis*, *C. R. Soc. Biol.*, 8e série, t. IV, 1887, 531-535.

1860. Williamson : On some histological features in the shells of the crustacea, *Quart. Journ. microsc. Sc.*, vol. VIII, 1860, 35-47.

1895. Winterstein, E. : Zur Kenntniss der in den Membranen der Pilze enthaltenen Bestandtheile, *Zeitschr. physiol. Chemie*, Bd. XXI, 1895, 134-151.

1898. Wisselingh, van : Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwande der Fungi, *Jahrb. wiss. Botan.*, Bd. XXXI, 1898, 619-687.

1878. Yung, E. : Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants, *Arch. Zool. exper. et gen.*, 1re série, t. II, 1878, 251-282.

1883. Yung, E. : *Id.*, *ibid.*, 2e série, t. I, 1883, 31-55.

1904. Yung, E. : De l'influence du régime alimentaire sur la longueur de l'intestin chez les larves de *Rana esculenta*, *C. R. Acad. Sc.*, t. CXXXIX, 1904, 749-751.

1897. Zander, E. : Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständniss der Iodreaktion des Chitins, *Arch. ges. Physiol.*, Bd. LXVI, 1897, 545-573.

1891. Ziegler : Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich, *Biol. Centralbl.*, Bd. XI, 1891, 372-389.

1891 Ziegler und vom Rath : Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden, *ibid.*, Bd. XI, 1891, 744-757.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Avant-propos I

Introduction. — L'alimentation et les régimes chez les Coléoptères. 11

PREMIÈRE PARTIE

La production de la chitine chez les Coléoptères

Chapitre premier. — Généralités sur la chitine. Travaux des auteurs. Recherches personnelles 29

Chapitre II. — Les variations du coefficient de chitine en fonction du régime alimentaire 41

Chapitre III. — L'influence de la taille sur la production de la chitine, sécrétion de surface. 53

Chapitre IV. — Les variations sexuelles, les variations individuelles du coefficient de chitine. 63

Chapitre V. — La production de la chitine dans ses rapports avec l'évolution ontogénique 75

Chapitre VI. — Résultats généraux et conclusions 103

DEUXIÈME PARTIE

Morphologie du tube digestif

Chapitre premier. — Travaux antérieurs sur le tube digestif des Coléoptères 117

Chapitre II. — Les variations de longueur du tube digestif chez les Coléoptères. 131

Pages

Chapitre III. — L'intestin antérieur 143

Chapitre IV. — L'intestin moyen. 164

Chapitre V. — L'intestin postérieur. 174

Chapitre VI. — Essai d'interprétation dynamique de quelques caractères du tube digestif 202

TROISIÈME PARTIE

Les sécrétions diastasiques en fonction du régime chez les Coléoptères

Chapitre premier. — Revue des travaux antérieurs et technique personnelle 213

Chapitre II. — Diastase protéolytique 223

Chapitre III. — Monobutyrinase. Lipase 227

Chapitre IV. — Invertine. Amylase 236

Chapitre V. — L'influence du régime sur la production des diastases. Opinions des auteurs et résultats personnels 244

Conclusions générales 261

Appendice

Liste des espèces étudiées 269

Données numériques 271

Index bibliographique 279

LAVAL. — IMPRIMERIE L. BARNÉOUD ET C[ie].

Collection de MORPHOLOGIE DYNAMIQUE
dirigée par Frédéric HOUSSAY
PROFESSEUR A LA SORBONNE

Ont déjà paru :

I. — **La Morphologie dynamique**, par Frédéric Houssay, professeur à la Faculté des Sciences de Paris . . . . 1 fr. 50

II. — **Recherches organométriques en fonction du régime alimentaire sur les Oiseaux**, par J. de la Riboisière, docteur ès sciences de l'Université de Paris. . . . . 6 fr. »

III. — **Le tube digestif et le régime alimentaire des Oiseaux**, par A. Magnan, docteur ès sciences . . . . 6 fr. »

IV. — **Forme, Puissance et Stabilité des Poissons**, par Frédéric Houssay, professeur à la Faculté des Sciences de Paris . . . . . 12 fr. 50

V. — **Aliments, Chitine et Tube digestif chez les Coléoptères**, par Louis Bounoure, docteur ès sciences . . . . 12 fr. 50

Pour paraître prochainement :

VI. — **La Génération et le rythme des Cinèses** (*Introduction à la Dynamique cellulaire*), par E. Bataillon, doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg.

VII. — **La Forme et le Vol des Oiseaux**, par Frédéric Houssay, doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

LAVAL. — IMPRIMERIE L. BARNÉOUD ET Cie.